

SÉRIE A, n° 360.

N° D'ORDRE
1025.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LOUIS VIDAL

Chef des Travaux de Botanique à la Faculté des Sciences de Grenoble

1^{re} THÈSE. — *Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales.*

2^{me} THÈSE. — *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 27 juin 1900 devant la Commission d'Examen

MM. Y. DELAGE, *Président*

G. BONNIER

MUNIER-CHALMAS

} *Examineurs*

GRENOBLE

IMPRIMERIE ALLIER FRÈRES

26, Cours Saint-André, 26

1900



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550407_0064



SÉRIE A, n° 360.

N° D'ORDRE
1025.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LOUIS VIDAL

Chef des Travaux de Botanique à la Faculté des Sciences de Grenoble

1^{re} THÈSE. — *Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales.*

2^{me} THÈSE. — *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 27 juin 1900 devant la Commission d'Examen

MM. Y. DELAGE, *Président*

G. BONNIER

MUNIER-CHALMAS

} *Examineurs*



GRENOBLE

IMPRIMERIE ALLIER FRÈRES

26, Cours Saint-André, 26

1900

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	GASTON DARBOUX, <i>Professeur</i> .	Géométrie supérieure.
<i>Professeur honoraire</i> .	CH. HERMITE.	
	DE LACAZE-DUTHIERS	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST	Chimie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	YVES DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
<i>Professeurs</i>	GASTON BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie physique.
	KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	RIBAN	Chimie analytique.
	RAFFY	Analyse et Mécanique.
<i>Professeurs adjoints</i> .	LEDUC	Physique.
	MATRUCHOT	Botanique.
	HAUG	Géologie.
	HADAMARD	Calcul différentiel et Calcul intégral.
<i>Secrétaire</i>	FOUSSEREAU.	

A MES MAITRES .

MONSIEUR P. LACHMANN

Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Grenoble.

MONSIEUR CH. FLAHAULT

Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier.

Hommage reconnaissant.



RECHERCHES SUR LE SOMMET DE L'AXE

DANS LA FLEUR DES GAMOPÉTALES

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Pour tous les botanistes, la fleur est une pousse différenciée ; ils sont également tous d'accord pour regarder le périanthe comme de nature appendiculaire, mais il n'en est pas de même en ce qui concerne l'androcée et surtout le pistil. Pour M. Van Tieghem et l'école française actuelle, l'axe n'entre dans la constitution du pistil qu'en tant que support des feuilles carpellaires ; pour MM. Celakovsky, Warming, Goebel, etc..., il participe directement dans certains cas à la formation du gynécée.

La théorie appendiculaire de la fleur date de Linné, de Goethe et de Pyrame de Candolle ; elle était assez généralement acceptée quand, vers le milieu du siècle, elle parut inconciliable avec des faits importants. L'organogénie révéla, en effet, que l'ovaire infère procède d'une invagination du réceptacle, invagination qui se produit avant l'apparition des pièces florales ; elle révéla aussi que le sommet de l'axe se transforme parfois en un placenta, peut-être même en un ovule (A. de Saint-Hilaire, Schleiden, Payer, Duchartre, Trécul, Buchenau, Naudin, Decaisne, etc.).

Payer, le plus grand des organogénistes, réunit ces faits en un corps de doctrine : la théorie axile du pistil. « *Dans tout pistil*, dit

Payer, *il y a une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire.* » J'ai à peine besoin de rappeler à quelles explications embarrassées conduisait cette théorie aussitôt qu'on cherchait à l'appliquer à d'autres pistils que ceux à placentation centrale ou basilaire pour lesquels elle fut créée.

Les partisans de la vieille théorie de Goethe et de Candolle en étaient à se demander si dans certains cas il ne conviendrait pas de l'abandonner. Chez les Primulacées tout au moins, Brongniart inclinait à admettre que les ovules avaient une origine caulinaire ; Cramer se rabattait sur l'hypothèse qu'ils formaient des blastèmes spéciaux.

Le 5 mars 1866, l'Académie des Sciences mettait la question au concours. « Le pistil, dit l'Académie, placé au centre de la fleur, présente quelquefois des difficultés pour une assimilation complète de ses différentes parties aux organes appendiculaires ou foliacés. L'axe même de la fleur, prolongé et diversement modifié, paraît dans certains cas entrer dans la constitution du pistil et des placentas. »

Le lauréat, M. Van Tieghem, a conclu à la parfaite justesse de la théorie appendiculaire¹.

Son argumentation repose tout entière sur la considération du système vasculaire,

Puisque dans une coupe réceptaculaire nous trouvons les faisceaux des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles, la présence de faisceaux distincts dans cet organe est, d'après lui, la preuve de sa complexité : ce « prétendu ovaire infère » est une « somme » des appendices sépales, pétales, étamines et carpelles.

Dans un placenta dit *axile*, les faisceaux, soit par leur symétrie, soit par leur orientation, ne peuvent convenir à un axe ; ils correspondent aux marginaux d'une feuille plus ou moins repleyée ou bien encore à la nervure d'une ligule. Ce prétendu axe est donc formé soit par des rebords de feuilles soit par des ligules.

¹ Van Tieghem, *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*, Mém. des savants étrangers, XXI, paru en 1871 seulement ; un abrégé in Ann. sc. nat., 5^e série, IX, 1868.

Id., *Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées*, Ann. sc. nat. 5^e série, XII, 1869.

Ceci soulève quelques objections.

Parfois, en effet (*Campanula*, par exemple), les faisceaux des différents verticilles ne sont pas individualisés dans la coupe réceptaculaire. M. Van Tieghem ne s'arrête pas à cela. Et pourtant n'est-ce pas l'individualisation des faisceaux qui, selon lui, démontre d'ordinaire la complexité de cet organe ?

Dans un placenta axile, les faisceaux sont parfois disposés et orientés comme dans la tige (*Rhododendron*, *Napoleonias*, *Forsythia*, *Digitalis*, *Staphylea*, etc...). Il ne s'agit là, disait M. Van Tieghem, que d'un « axe transitoire » résultant de ce que les faisceaux placentaires demeurent réunis. Cette explication remet en réalité tout en question.

Pour la Rose¹, M. Van Tieghem a professé depuis une interprétation spéciale. Toute la portion de la bouteille située au-dessous de l'« arête circulaire de rebroussement » (formée par les faisceaux carpellaires se détachant pour se porter en bas et en dedans) serait axile ; toute la portion au-dessus serait appendiculaire. Il admet quelque chose d'analogue pour le réceptacle de la Figue.

Reprenant l'étude des fleurs prolifères, M. Van Tieghem a montré qu'elles possèdent un système vasculaire *surnuméraire*. Il en conclut que lorsque ce système vasculaire n'existe pas, c'est-à-dire dans les cas normaux, l'axe n'existe pas davantage.

Ce travail de M. Van Tieghem, tant par sa richesse en documents que par les importantes déductions qu'il en a tirées, a fait époque dans la science².

En France, il n'a guère été contesté, du moins avec l'apport de faits nouveaux, que par Trécul et par Duchartre.

Trécul³ a fait voir que la différenciation des faisceaux placentaires

¹ Van Tieghem, *Anatomie de la Rose et en général caractères anatomiques des axes invaginés*, Bull. Soc. bot. Fr., 1878.

² Il a fait connaître la course des faisceaux dans la fleur chez un très grand nombre de types choisis dans les familles les plus diverses. Il n'existait presque rien sur ce sujet. La *Carpographie anatomique* de Lestiboudois, ouvrage d'ailleurs remarquable pour l'époque, contient seulement la représentation des nervures des péricarpes et non, ce qui est plus important, leurs insertions profondes.

³ Trécul, *Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens*, Ann. sc. nat., 6^e série. XII, 1881.

chez les Primulacées *précède* celle des faisceaux carpellaires pariétaux. Il estime que si ces placentaires étaient de simples nervures marginales, ils ne devraient se développer qu'après les nervures médianes.

Duchartre¹ a rassemblé quelques preuves en faveur de la nature caulinaire de l'ovaire infère ; il insiste particulièrement sur l'existence anormale de feuilles végétatives sur toute la surface de la Poire, sur le développement de la carnosité de ce fruit alors même qu'il y a eu avortement non seulement de l'ovaire, mais même jusqu'à un certain point des autres verticilles (fruits « sans fleur »), et enfin sur son analogie avec la Pomme d'Anacarde². Duchartre se rallie à la théorie de Celakovsky que j'exposerai plus loin, théorie dont il fait remonter la paternité à Naudin et Decaisne³.

Un certain nombre d'auteurs, MM. Bonnier, Boutineau, Henslow, Grélot, ont, après M. Van Tieghem, étendu nos connaissances sur le système vasculaire de la fleur.

M. Bonnier⁴ a fait l'anatomie d'une Rose prolifère ; il adopte la notion du *cercle de rebroussement* et il interprète comme appendiculaire le bord seulement de la coupe. Dans sa monographie des Nectaires⁵, ce savant a fait connaître incidemment un grand nombre de faits relatifs au pistil.

M. Boutineau⁶ a étudié la distribution des faisceaux dans la fleur des Rosacées ; il confirme les travaux de M. Van Tieghem.

M. Henslow⁷ a représenté la course des faisceaux, au moyen des

Duchartre, *Note sur les ovaires infères et plus particulièrement sur celui des Pomacées*, Bull. Soc. bot. Fr., 1891.

² Decaisne et plus récemment M. Gravis (*Notice sur quelques faits tératologiques*, Bull. Soc. roy. Belg., XVI) ont aussi montré l'intérêt de ces anomalies.

³ Naudin, *Observations sur les Cucurbitacées*, Ann. sc. nat., 4^e série, IV, 1855.

Decaisne, *Note sur l'organogénie florale du Poirier*, Bull. Soc. bot. Fr., 1857.

⁴ Bonnier, *Anatomie de la Rose à prolifération centrale*, Bull. Soc. bot. Fr., 1881 ; sur le même sujet : Lutz, *Sur deux Roses prolifères*, Bull. Soc. bot. Fr., 1898.

⁵ Bonnier, *Les Nectaires*, Ann. sc. nat., 6^e série, VIII, 1878.

⁶ Boutineau, *De la fleur des Rosacées ; contribution à l'étude des ovaires infères*, thèse de l'École de Pharmacie de Paris, 1883.

⁷ Henslow, *On the vascular Systems of floral Organs, and their importance in the interpretation of morphology of Flowers*, Linn. Soc. bot. Journ., XXVIII, 1889.

coupes successives, dans une soixantaine de types choisis dans l'ensemble des Phanérogames. Il adopte la théorie appendiculaire, mais rien de bien général ne ressort de la masse assez confuse des détails.

M. Grélot¹, enfin, a consacré un long et important Mémoire à la course des faisceaux dans la fleur des Gamopétales bicarpellées de Bentham et Hooker.

Il étudie 67 genres répartis entre toutes les familles de ce groupe, passant en revue toutes les modifications que peuvent éprouver les faisceaux au triple point de vue de la zygomorphie, de la soudure et de l'avortement. Il montre que si les faisceaux sont zygomorphes, soudés ou avortés, c'est que les pièces florales qu'ils innervent ont eu le même sort. « Les faisceaux, dit M. Grélot, suivent les modifications de la forme. » Le système vasculaire des feuilles florales diffère de celui des feuilles végétatives surtout par l'évanouissement de la nervure médiane et le développement corrélatif des marginales ; ces différences s'accroissent quand on se rapproche du centre de la fleur ; elles sont à leur maximum dans les carpelles. La large insertion des pièces florales et le rôle physiologique qui, chez les carpelles, est dévolu à leurs bords, seraient les causes déterminantes de ces dispositions. Ces mêmes circonstances détermineraient aussi une grande variabilité dans le mode d'insertion des faisceaux les uns sur les autres ; le principe de l'insertion « au plus près » dominant les connexions théoriques.

Eichler avait bien dit qu'admettre, comme l'a fait M. Van Tieghem, qu'un faisceau peut être représentatif d'un organe, conduirait à admettre que la tige n'est que la base des feuilles : M. Grélot en est effectivement arrivé là.

Peu après que notre grand anatomiste eut restauré, en se basant sur la considération des faisceaux, la théorie de de Candolle dans son intégrité, des données différentes conduisaient MM. Celakosky et Warming à une théorie mixte, aujourd'hui généralement adoptée en Allemagne.

Vers 1870, l'étude du développement de la fleur au moyen des méthodes anatomiques fut entreprise en Allemagne avec une remar-

¹ Grélot, *Recherches sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées*, Ann. sc. nat., 8^e série, V, 1897.

quable ardeur. Jusqu'alors elle n'avait été faite qu'à la loupe, l'emploi des coupes minces la renouvela. Pfeffer étudia les Primulacées et les Ampélidées, Schmitz les Pipéracées, Haenlein les Composées, Barcianu les Onagrariées, Magnus les *Najas*, Reuther les Cucurbitacées et les Plombaginées¹.

Presque tous ces travaux étaient opposés à la théorie appendiculaire. Sauf M. Haenlein, tous les auteurs que je viens de citer, s'efforçaient de démontrer que l'axe prend une part importante à la constitution de la fleur, soit qu'il s'étale en coupe réceptaculaire, soit qu'il s'élève en un placenta central, soit que son sommet devienne directement un ovule.

A la suite de ces recherches, une nouvelle vie fut donnée à la vieille théorie gemmaire de l'ovule qui fut reprise par Al. Braun et parut recevoir des travaux de M. Strasburger sur les Gymnospermes une éclatante confirmation.

Aussi l'opinion se répandit qu'il était chimérique de croire plus longtemps à l'unité de structure du pistil : ne pouvait-il pas y avoir des pistils purement appendiculaires et d'autres caulinaires ? Les placentas ne pouvaient-ils pas avoir diverses valeurs morphologiques, être tantôt formés par l'axe, tantôt par le bord d'un carpelle, tantôt par des feuilles spéciales ? M. Huisgen² a, dans sa thèse inaugurale, exposé cette très éclectique théorie.

M. Celakovsky a raconté (*Placenten*, p. 3) comment il s'aperçut tout à coup combien était en danger la vieille théorie de Candolle ou, comme il dit plus souvent, de Brongniart-Cramer. Il en entreprit

¹ Pfeffer, *Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen*, Jahrb. f. w. Bot., VIII, 1869.

Schmitz, *Die Blütenentwicklung der Piperaceen*, Hanstein's bot. Abhandl., II, 1872.

Haenlein, *Ueber die Entwicklung der Compositenblüthe*, Diss. inaug. Naumb., 1874.

Barcianu, *Die Blütenentwicklung der Onagraceen*, Schenk u. Luerssen, Mittheil, aus. d. Bot., II, 1874.

Magnus, *Beiträge zur Kenntniss der Gattung Najas*, Berlin, 1870.

Reuther, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüthe*, Bot. Ztg., 1876.

² Huisgen, *Untersuchungen über die Entwicklung der Placenten*, Diss. inaug. Bonn, 1873.

la restauration en se servant, comme l'avaient fait Brongniart et Cramer, de la tératologie et de la morphologie comparée¹.

La place faite à l'axe dans la constitution générale de la fleur est caractéristique des idées de M. Celakovsky. L'axe, d'après lui, est revêtu par les carpelles ; qu'il soit creusé en « cupule », étalé en un plateau, élevé en une columelle centrale, sa surface demeure recouverte par le revêtement appendiculaire que lui forment les carpelles. Ceci pourtant n'est pas absolu. Dans certains cas, en effet, M. Celakovsky admet que la région caulinaire est tout entière profonde, le sommet même pouvant être occupé par un carpelle, qui est un « membre terminal » ; dans d'autres cas, il admet que le sommet est nu et que le revêtement carpellaire s'étend seulement sur ses flancs (ex. : Primulacées). En tout cas, les ovules naissent toujours du revêtement appendiculaire et leur valeur morphologique de lobe de feuille est constamment sauvegardée.

En somme : un axe profond, un revêtement appendiculaire, les ovules dépendant de ce revêtement : tels sont les points développés par M. Celakovsky.

M. Warming les a traités également, mais au moyen de l'histogénèse².

Il a tout d'abord cherché à caractériser l'axe et l'appendice : l'axe a une origine profonde, l'appendice une origine superficielle. Tel est l'axiome fondamental de sa *Ramification des Phanérogames*.

¹ Celakovsky, *Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten*, Oest. bot. Zeitschr. XXIV, 1874.

Id., *Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen*, Akten d. k. böhm. Ges. d. Wiss., 1876.

Id., *Neue Beiträge zur Foliolartheorie des Ovulums*, Abh. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., 1884.

Id., *Epilog zu meiner Schrift über die Placenten der Angiospermen*, Stzb. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., 1899. C'est surtout une réponse à un travail de M. Zinger sur la fleur des Cannabinees (*Zur Kenntniss d. weiblichen Blüthen u. Inflorescenzen bei Cannabineen*, Flora, 1898), et en même temps un résumé des idées de l'auteur, idées qui, comme il le dit, sont essentiellement les mêmes qu'il professait il y a vingt-cinq ans.

² Warming, *Recherches sur la ramification des Phanérogames*, danois avec résumé français, Vidensk. Selokabs. Skrifter, 5^e série, X, 1872.

Id., *De l'ovule*, Ann. sc. nat., 6^e série, V, 1877.

Armé de cette définition, il s'élève quelques années après contre la théorie gemmaire de l'ovule et il montre que : 1° l'ovule naît superficiellement ; 2° que c'est une néo-formation ; 3° que le placenta fait toujours partie intégrante du carpelle (il n'est pourtant pas très affirmatif pour l'ovule terminal, par exemple celui des Polygonées).

Nous n'avons à retenir ici que le dernier point : la nature morphologique du placenta. Étant de nature appendiculaire, il doit avoir un mode de développement différent de celui de l'axe ; si donc il y a concrescence de ces deux organes, à quelque chose nous devons reconnaître leur ligne de séparation. Il n'en est rien. L'agencement des cellules ne rend pas visibles les limites fictives tracées par M. Celakovsky. M. Warming n'hésite pas à le reconnaître : « Les conclusions auxquelles est arrivé M. Celakovsky sont de nature à réclamer de nouvelles recherches histogénésiques ayant pour but de découvrir des faits concluants pour ou contre cette théorie. Mes observations m'ont cependant bientôt persuadé de la stérilité de ce genre d'études. » (*De l'ovule*, p. 182).

La conclusion est peu encourageante ; mais la faute n'en est elle pas à l'impuissance de la méthode elle-même ? M. Warming, qui s'en est si brillamment servi, est le premier à s'en défier : « Je le répète, dit-il plus loin, l'histogénèse n'est pas une méthode morphologique sûre. » (*eod. loc.*, p. 248).

En résumé, les belles observations de M. Warming, exposées sans parti pris et je dirai presque sans avoir pris parti, tendent à confirmer celles de M. Celakovsky. Ce n'est pas que la théorie de « l'ingénieur botaniste slave » ne soit assez différente de celle de M. Van Tieghem ; si M. Warming les englobe généralement dans une même approbation, c'est qu'il a presque toujours uniquement en vue la nature foliaire de l'ovule.

Enfin, il me reste à parler des travaux de M. Göbel¹ sur le développement du pistil. Ils consistent en une révision critique des travaux antérieurs, complétée par quelques observations organogéniques originales.

M. Göbel s'élève tout d'abord contre toute assimilation étroite

¹ Göbel, *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*, in Schenk, *Handb. der Botanik*, Breslau, 1883.

Id., *Zur Entwicklungsgeschichte der unterständigen Fruchtknoten*, Bot. Ztg., 1886.

entre la fleur et la pousse feuillée : « C'est pour s'y être trop appliqué, dit-il, qu'on a fait du pistil une *crux interpretum*. » Et puis, y a-t-il vraiment une distinction sérieuse entre un axe et ses appendices : « les appendices ne sont que des ramifications de l'axe, des excroissances de ses parties périphériques ». Et dès lors la nature morphologique des différentes parties du pistil n'a pas de sens, tout ceci n'est qu'une question de mots. C'est bien ainsi qu'est exposée la structure du pistil dans les ouvrages récents, dans le Traité de botanique de Frank, par exemple.

Mais M. Gœbel ne s'est point contenté pour lui-même de cette commode négation de toute explication rationnelle. Bien qu'il ait déclaré en commençant qu'il serait vain de chercher à démêler ce qui revient à l'axe dans la formation du pistil, il y a travaillé plus que tout autre : c'est presque l'exclusif objet de ses recherches dans cette voie. Qu'il me suffise de dire qu'il divise les pistils syncarpés en deux catégories : ceux formés *sans* et ceux formés *avec la participation de l'axe*. Malheureusement, c'est d'une façon fort arbitraire qu'il range tel ou tel type dans l'une ou l'autre de ces catégories. Organogéniste avant tout, il pense que la solution doit encore être cherchée dans le développement : « De futures recherches sur la formation du pistil, et elles seraient fort désirables, auraient avant tout à déterminer quelle portion du réceptacle floral est occupée par les carpelles au moment de leur apparition. » (*Entwick. d. unterst. Fruchtkn.*, p. 3).

On peut être frappé de voir combien dans cette question, qui a été abordée avec les moyens d'investigation les plus variés, beaucoup d'auteurs ont tenu peu de compte des travaux basés sur un ordre de faits qui ne leur était pas familier. Ainsi, dans le travail d'ensemble de M. Gœbel, on ne voit pas figurer une seule fois le nom de M. Van Tieghem ; les preuves tirées de la course des faisceaux sont-elles donc lettre-morte pour écrire : « Certains cherchent à proclamer que les ovules tirent constamment leur origine d'un carpelle, même dans le cas où la simple observation les montre naissant directement de l'axe floral prolongé, chez les Primulacées par exemple. » (Gœbel, *Vergl. Entw. d. Pflanz.*, p. 308.)

Aussi quand, après tant d'autres, je me suis essayé à la résolution de ces questions, je n'ai pas voulu me fier exclusivement à une méthode et je me suis adressé un peu à toutes. L'organogénie, la morphologie comparée, la course des faisceaux, l'histologie, la

tératologie même, m'ont fourni un certain nombre de résultats.

Forcé par le temps à me limiter à un petit nombre d'exemples, j'ai cru préférable de les prendre dans un même groupe naturel. J'ai choisi celui des Gamopétales : les différents types de pistil y sont représentés et parmi eux se trouvent vraisemblablement ceux qui ont atteint le plus haut degré de différenciation puisqu'on s'accorde à regarder les Gamopétales comme les Phanérogames les plus élevées.

Avant d'exposer mes recherches, je tiens à remercier mon savant et cher maître, M. le professeur Lachmann ; ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de l'Université de Grenoble, sous sa bienveillante et toujours dévouée direction ; qu'il me soit permis de lui adresser l'expression de ma vive reconnaissance pour les nombreux encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer.

Division du Travail.

Ce Mémoire est ainsi divisé :

Dans une Partie spéciale sont étudiés des représentants des principales familles de Gamopétales. L'ordre adopté, qui s'écarte peu de celui des *Natürlichen Pflanzenfamilien* de Engler et Prantl est le suivant :

I. ERICINÉES : Ericacées.

II. EBÉNINÉES : Diospyracées.

III. PRIMULINÉES : 1. Primulacées ; 2. Plombaginacées.

IV. BICARPELLÉES : A. *Contortées* : 1. Oléacées ; 2. Gentianacées ; 3. Asclépiadacées et Apocynacées.

B. *Tubiflores* : a) Avec *micropyle supérieur* : 1. Bignoniacées et Acanthacées ; 2. Scrophulariacées et Gesnéracées ; 3. Hydrophyllacées et Borraginacées. — b) Avec *micropyle inférieur* : 1. Polémoniacées et Convolvulacées ; 2. Solanacées ; 3. Lentibulariacées ; 4. Labiées ; 5. Verbénacées ; 6. Plantaginacées.

V. RUBIINÉES : 1. Rubiacées ; 2. Caprifoliacées ; 3. Valérianacées ; 4. Dipsacées.

VI. CAMPANULINÉES : 1. Campanulacées ; 2. Composées.

Ensuite, dans une Partie générale, les faits observés sont groupés en se plaçant successivement au point de vue de la Morphologie pure, à celui de l'Anatomie physiologique et à celui de la Systématique.

Enfin un court Résumé renferme les conclusions.

PARTIE SPÉCIALE

I. — Ericinées.

ERICACÉES¹.

Les Ericacées ont été souvent regardées comme un des meilleurs exemples de la nature axile du placenta. En effet, à ne considérer que les apparences, les ovules naissent ici de l'axe prolongé.

Chez l'*Erica carnea*, l'ovaire est cylindrique et développé en hauteur ; les 4 loges sont entièrement séparées, de telle sorte que l'extrémité entièrement parenchymateuse de l'axe se prolonge jusqu'au sommet de l'ovaire. Le style est légèrement invaginé à sa base, disposition qui, plus ou moins marquée, existe chez toutes les Ericacées que j'ai étudiées. Les ovules sont nombreux et insérés seulement dans la moitié supérieure de l'ovaire (Pl. I, 1).

Chez le *Rhododendron ferrugineum* et l'*Arbutus Unedo*, l'ovaire est plus surbaissé ; le sommet de l'axe est situé à mi-hauteur seulement de la loge ovarienne, et de plus il est assez fortement renflé en une masse placentaire terminale ; sa partie inférieure forme un *pied* stérile (Pl. I, 3).

On observe, cela n'est pas surprenant, un raccourcissement de la cavité ovarienne et de la colonne placentaire chez les Ericacées pauciovulées, ainsi par exemple chez l'*Arctostaphylos Uva-ursi* dont les ovules sont solitaires.

¹ Payer, *Organog.* pl. CXVIII.

Van Tieghem, *Struct. du pistil*, pl. XIV.

Huisgen, *Unters. üb. die Entwickel. der Placenten*.

Henslow, *Vascular Systems*.

Baillon, *Hist. des plantes*, XI.

Drude, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenf.*, Theil IV, Abth. 1 ; 1891.

Mais ce raccourcissement existe également chez d'autres Ericacées dont les ovules sont nombreux : par exemple le *Vaccinium Myrtillus*, le *Pirola secunda*, le *Clethra alnifolia*, etc. Dans ce cas, le placenta est bas et épaté, étalé horizontalement.

Le pistil de l'*Empetrum nigrum* a beaucoup d'analogie avec celui d'une Pirole ; il est très déprimé, de telle sorte que les ovules sont basilaires, et le style véritablement gynobasique (Pl. I, 5).

Chez toutes les Ericacées, les bords des carpelles sont libres dans leur partie supérieure et réfléchis vers la périphérie (comme chez les Campanulacées et Cucurbitacées). Chez les *Vaccinium*, *Pirola*, etc...., c'est-à-dire chez les Ericacées un peu aberrantes, cette partie est très développée et, à bien considérer les choses, porte seule les ovules. Il suffit pour s'en rendre compte de considérer le système vasculaire.

Chez l'*Erica carnea*, une coupe transversale effectuée à n'importe quel niveau du placenta montre un cercle de faisceaux directs : les ovules naissent de faisceaux directs. En un mot, il y a un axe (*axe transitoire* de M. Van Tieghem) occupant toute la hauteur de l'ovaire. Dans la région tout à fait supérieure de l'ovaire, il y a bien séparation des quatre bords carpellaires, mais à ce niveau il n'y a plus ni ovules, ni faisceaux.

Chez le *Rhododendron ferrugineum*, au contraire, nous n'avons d'orientation directe que dans le pied du placenta (Cf. Van Tieghem, *op. cit.*, pl. XIV, fig. 476-488), région qui ne porte pas d'ovules, car on ne peut compter comme insérés à ce niveau les ovules fixés sur la partie descendante du placenta et dont l'innervation est reportée plus haut. En somme, dans le *Rhododendron*, le placenta n'est parcouru par des faisceaux directs que dans sa partie inférieure seulement.

Chez les *Vaccinium* et *Pirola* où l'axe est déprimé, il n'y a de même qu'un axe transitoire très court n'occupant que le pied du placenta.

En somme, il existe un axe avec faisceaux directs chez toutes les Ericacées étudiées, sauf chez l'*Empetrum nigrum*, qui n'a qu'un axe parenchymateux rudimentaire.

La nature au moins partiellement caulinaire du placenta des Ericacées est surtout frappante quand l'ovaire est jeune, parce qu'il est alors relativement volumineux et continue manifestement le récep-

tacle. Le pied du placenta s'allonge assez tard relativement à sa partie supérieure ovulifère ; l'invagination de la base du style est également tardive (Pl. I, 2 et 6).

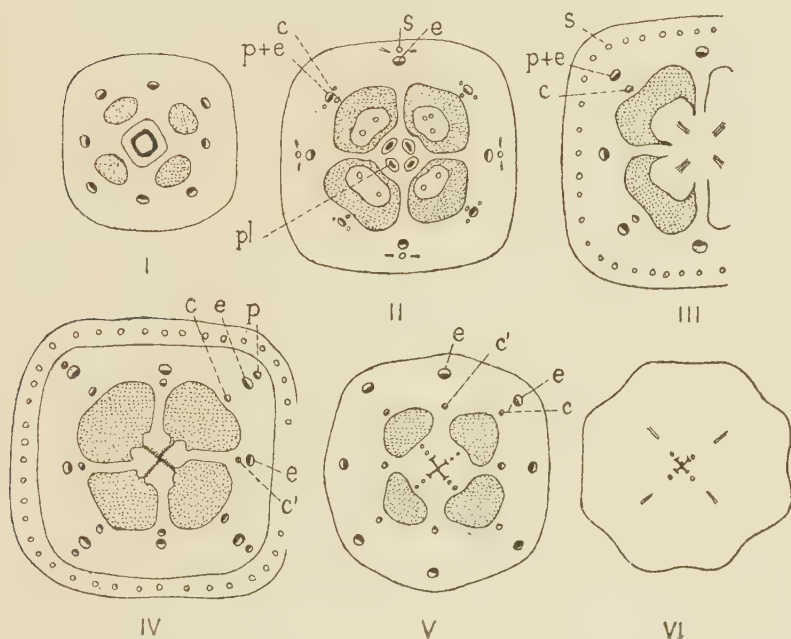


Fig. 1. — *Vaccinium uliginosum*. I à VI. Coupes transversales successives de la fleur ; s faisceaux sépalaires ; p faisceaux pétalaires ; e faisceaux staminaux ; c faisceaux carpellaires médians ; c' faisceaux carpellaires marginaux ; pl faisceaux placentaires. — Gr. 10.

Les *Vaccinium* diffèrent des autres *Ericacées* par leur ovaire infère. Cet ovaire infère est de ceux où l'on retrouve distincts les faisceaux des différentes pièces florales. Selon que la fleur est tétramère ou pentamère, le cylindre central du pédoncule émet 8 ou 10 faisceaux et se continue en un axe à section carrée ; puis les faisceaux périphériques se divisent immédiatement en faisceaux sépalaires, pétalaires, staminaux et carpellaires médians et marginaux (Fig. 1 ci-contre) ; cette séparation des différents faisceaux a lieu dès la base de l'ovaire.

En résumé, chez les *Ericacées* :

1° L'axe se prolonge muni de son système vasculaire soit presque

jusqu'au sommet de l'ovaire (*Erica*), soit jusqu'à mi-hauteur, formant un pied caulinaire au placenta ;

2° C'est chez les types un peu aberrants (*Vaccinium*, *Pirola*, *Clethra*, *Empetrum*) que l'axe est le plus déprimé. C'est principalement alors que le style est invaginé par sa base de manière à venir appliquer l'extrémité du canal styloïde sur le sommet du placenta.

Note sur l'Empetrum. — A l'exemple de Braun et de Baillon, j'ai compris l'*Empetrum* parmi les Ericacées.

Le placenta est déprimé, avec un style gynobasique (comme chez la plupart des Ericacées, en particulier les *Vaccinium* et les Piroles) ; l'ovule est ténuinucellé, unitegminé ; l'épiderme interne du tégument est différencié en une « couche de revêtement » ; le micropyle est inférieur et externe ; l'albumen est charnu ; le fruit est charnu (comme chez *Vaccinium*, *Arbutus*...) ; le pollen est en tétrades ; tous les tissus sont remarquables par la petitesse des cellules ; la paroi interne des cellules épidermiques est gélifiée ; les feuilles sont éricoïdes, repliées en dessous, parfaitement semblables à celles des *Ledum*, *Loiseleuria*, *Oxycoccus* (Gribelli, Gruber, Warming).

Enfin il y a un double périanthe bien différencié.

En voilà assez, il me semble, pour qu'il y ait entre cette prétendue Apétale-Tricoccée et la famille des Ericacées beaucoup plus qu'une superficielle analogie de port.

II. — Ebéninées.

DIOSPYRACÉES¹.

On ne sait presque rien sur l'anatomie de la fleur des Diospyracées. D'après Alphonse de Candolle (*Prodr.* VIII), l'axe se prolonge au centre de la fleur, muni de son système vasculaire, et s'éteint après avoir fourni les ovules.

¹ Baillon, *Hist. des plantes*.

Gürke, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 1, 1891.

Heim, *Organogénie florale du Diospyros Lotus*, Afas, 22^e session, Besançon 1893.

Reprenons le *Diospyros Lotus* étudié par de Candolle (Fig. 2).

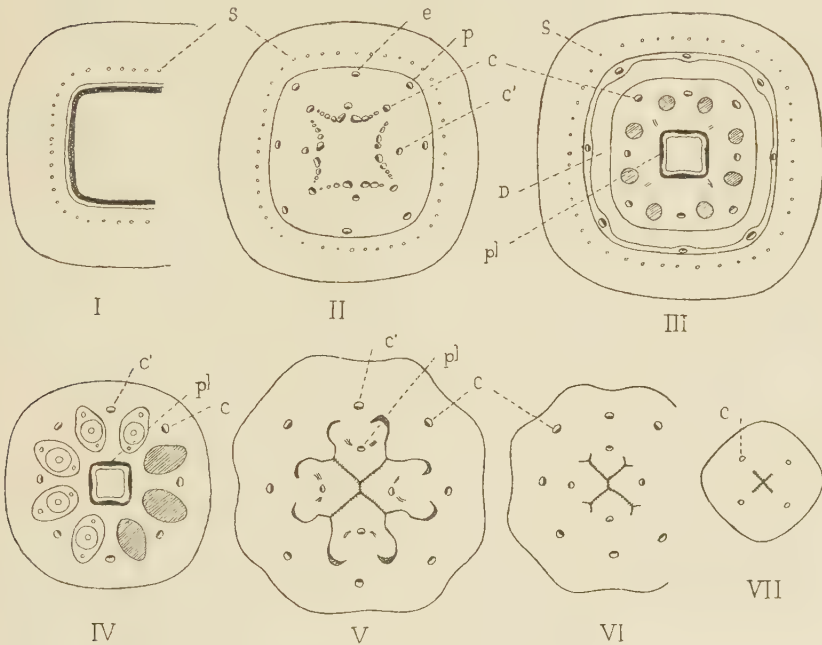


Fig. 2. — *Diospyros Lotus*. I à VII. Coupes transversales successives de la fleur. Mêmes lettres que précédemment ; D disque. — Gr. 10.

La section du réceptacle est quadrangulaire ; de l'anneau vasculaire quadrangulaire se séparent simultanément un grand nombre de faisceaux sépales, puis les faisceaux de la corolle et de l'androcée, et il reste au centre les faisceaux du pistil. Ceux-ci comprennent 4 gros faisceaux marginaux communs *c'* et 4 gros faisceaux médians carpellaires oppositipétales *c* réunis par un arc de faisceaux plus petits.

Ensuite les arcs de faisceaux se séparent des groupes *c* et *c'* et reconstituent un anneau fermé mais à xylème extérieur ; on reconnaît du reste déjà dans cet anneau 4 groupes placentaires, *pl*.

Plus haut les fonds de huit loges uniovulées apparaissent ; enfin les huit loges communiquent au-dessus du sommet de l'axe ; les placentaires de deux carpelles contigus passent ensemble dans la cloison et chacun d'eux se rend à un ovule. En alternance avec les

vraies cloisons alternipétales, il y a quatre fausses cloisons purement parenchymateuses et qui n'atteignent pas le centre.

A la base du style, la cavité ovarienne s'est transformée en une fente à quatre branches correspondant aux quatre carpelles.

Ainsi la nervation du pistil a lieu en deux temps : d'abord sont émis les faisceaux *c* et *c'* de la paroi ovarienne et le cylindre central se reforme pour continuer sa course, *mais il a déjà perdu la structure caulinaire normale*, puis plus haut l'anneau vasculaire se dissocie définitivement en donnant les faisceaux ovulaires.

Suivons le développement du *Diospyros Lotus* ou du *Diospyros Kaki* (Pl. I, 8-11).

Sur le plateau réceptaculaire se montrent d'abord les quatre feuilles carpellaires ; leurs bords repliés s'avancent vers le centre, mais sans l'atteindre, de telle sorte que le plateau réceptaculaire ou sommet de l'axe constitue une assez grande surface inutilisée, α . Les bords du carpelle se renflent, s'affrontent et enfin oblitèrent l'orifice de la cavité ovarienne. Le sommet de l'axe s'élève progressivement ; tandis qu'au moment de l'apparition des carpelles il se trouve sur le même niveau que le fond des loges, ce qui est tout naturel puisque ce ne sont là que des parties d'un même plateau horizontal ; plus tard, au moment de l'anthèse, il est situé assez au-dessus. Le disque se développe tardivement, après le pistil.

Ainsi, pas plus au point de vue de l'organogénie qu'à celui de la nervation, il n'existe ici d'axe transitoire apparent ou réel. Loin d'être axile, le pistil du *Diospyros* appartient au contraire au type à placentation pariétale avec avortement de l'axe.

Il résulte de ma description que les carpelles sont épipétales. Eichler¹ avait, avec beaucoup de réserve du reste, émis l'idée qu'ils étaient alternipétales ; c'est à tort qu'il mettait en doute les indications de Schnizlein (*Diospyros Virginiana*) et d'Alph. de Candolle.

M. Van Tieghem a proposé récemment² de séparer les Diospyracées des Ericacées et des Sapotacées pour les placer auprès des Primulacées. Il a en effet découvert que les *Diospyros* et les *Royena*

¹ Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 334.

² Van Tieghem, *Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification*, Journ. de Botanique, XII, juillet 1898.

ont un ovule bitegminé ; le nucelle très réduit est entièrement résorbé par le sac embryonnaire, de telle sorte qu'il avait jusqu'ici échappé à l'observation.

Au point de vue qui nous occupe, nous avons cependant trouvé chez les Ericacées des types qui par leur placenta bas, étalé, et leur sommet déprimé rappellent les *Diospyros*. Les Primulacées appartiennent à un type diamétralement opposé.

III. — Primulinées.

I. PRIMULACÉES¹.

Le placenta des Primulacées, a dit Duchartre, « d'abord entièrement homogène, se laisse diviser plus tard en deux portions : l'une inférieure qui donne naissance aux ovules et qui possède toute la

¹ Duchartre, *Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre*, Ann. sc. nat. 3^e série, II, 1844.

Payer, *Organog.*, p. 611, pl. CLIII (*Samolus*).

Cramer, *Bildungsabweichungen*, 1864.

Van Tieghem, *Struct. du pistil*, pl. I et XV.

Id., *Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées*, Ann. sc. nat., 5^e série, XII, 1869.

Pfeffer, *Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen*, Jahrb. f. w. Bot. VIII, 1869.

Cave, in *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, LXX, p. 523, 1870.

Frank, *Ueber die Entwicklung einiger Blüten, mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponierung*, Jahrb. f. w. Bot., X, 1875.

Gelakovsky, *Placenten*, p. 48.

Id., *Neue Beiträge zur Foliolartheorie des Ovariums*, 1884.

Warming, *De l'ovule*, Ann. sc. nat., 6^e série, V, 1877.

Ascherson, *Ueber die Natur der Placenten bei den Primulaceen*, Verhandl. d. bot. Ver. f. Provinz Brandeb., XX, 1879.

Trécul, *Rech. sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens*, Ann. sc. nat., 6^e série, XII, 1881.

Henslow, *Vascular Systems (Primula)*.

Pax in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien.*, Theil IV, Abth. 1, 1891.

Decrock, *Sur la structure des faisceaux placentaires dans le genre Primula*, Comptes rendus, janv. 1899.

Vidal, *Sur le placenta des Primulacées*, Journ. de Bot., 1899.

structure de l'axe lui-même, l'autre supérieure et stérile uniquement celluleuse, dont le développement est le plus souvent très borné, qui parfois s'accroît et s'allonge assez notablement, mais qui paraît se borner toujours, même dans ce cas extrême à devenir un petit cône logé dans la partie inférieure du canal stylaire. » (*Op. cit.*, p. 293.)

J'ai étudié cette partie supérieure stérile du placenta chez un certain nombre d'espèces.

Tandis que chez l'*Aretia Vitaliana* (Pl. II, 6) et l'*Androsace villosa* le sommet presque plat du placenta vient simplement s'appliquer contre la base du style, chez le *Samolus Valerandi*, le *Lysimachia verticillata*, l'*Anagallis arvensis*, le *Cyclamen hederifolium*, il y a un court cône terminal qui bouche le canal stylaire. Chez le *Primula officinalis* et le *P. grandiflora*, ce cône est très long et effilé (Pl. I, 13); il a à peu près la même forme chez le *Dodecatheon Meadia* (Pl. I, 19). Enfin, chez le *Coris monspeliensis* (Pl. II, 5) et le *Soldanella alpina* (Pl. I, 12), un très long appendice filiforme pénètre dans le style et s'y enfonce très profondément.

Ces variations sur lesquelles je vais m'étendre avec quelque détail me paraissent celles d'un véritable organe dont la nature morphologique et le rôle physiologique sont également dignes d'attention.

J'ai suivi le développement complet du pistil chez le *Samolus Valerandi* et chez le *Coris monspeliensis*.

Étudions tout d'abord le *Samolus Valerandi* (Pl. I, 14-18).

Bien que le *Samolus* soit inférovarié, les premiers stades du développement sont d'une identité remarquable avec ceux des autres Primulacées.

Les sépales sont très distincts, de telle sorte que le tube du calice est profondément fendu, presque nul (Pl. I, 14). Il en est de même des pétales.

L'ovaire naissant a la forme d'un bassin circulaire peu profond bordé par une margelle de hauteur uniforme¹, que Payer compare

¹ Ce joli exemple de soudure congénitale ôte la possibilité de reconnaître la position des carpelles qui a été fort discutée. Le fait qu'il y a cinq nervures principales épisépales dans la paroi ovarienne donne à penser que nous avons affaire à cinq carpelles épisépales. Mais ces nervures peuvent tout aussi bien être des marginales communes que des médianes. La déhiscence ne prouve rien non plus. Les anoma-

pittoresquement à un chemin de halage. Le fond de la coupe réceptaculaire, d'abord concave, puis plat, devient de plus en plus convexe; le sommet de l'éminence qu'il forme n'est situé qu'un peu au-dessous du plan horizontal qui passerait par le « chemin de halage » ; Payer l'indique trop enfoncé.

A ce stade, où l'ovaire cependant est ébauché, cette fleur inférovariée ne diffère vraiment en rien des fleurs pourtant supérovariées des autres Primulacées. Je n'inviterai pas le lecteur à comparer la figure 15 (Pl. I) à la figure 2 (Pl. II) qui représente le même stade chez le *Coris monspeliensis*, parce que le long entre-nœud qui, dans cette dernière espèce, sépare le calice de la corolle donne au réceptacle une forme toute spéciale, la comparaison ne serait pas frappante, mais je le renvoie à la figure du *Lysimachia quadrifolia* donnée par Pfeiffer (*loc. cit.*, pl. XX, 4), figure dont j'ai vérifié la parfaite exactitude: la similitude est surprenante.

Les bords de l'ovaire s'élèvent ensuite et le placenta remplit la cavité ovarienne à la façon d'un gros mamelon renflé à la base (Pl. I, 17).

Normalement, le placenta reste inclus dans la cavité ovarienne, mais dans une jeune fleur anormale extrêmement curieuse il débordait fortement. L'hypertrophie portait sur la portion terminale, cylindrique, légèrement effilée (Pl. I, 16).

Je n'ai trouvé dans la bibliographie qu'une seule observation analogue. Elle est due à Duchartre et a été faite sur une jeune fleur de *Dodecatheon Meadia* (*op. cit.*, pl. VIII, 8) ; le placenta en est ovoïde, plus surbaissé que celui que je viens de décrire et ne s'effile pas au sommet ; il débordé assez notablement de l'ovaire.

Le placenta se différencie ensuite en trois parties : une portion basilaire rétrécie ou pied, une portion dilatée portant les ovules et un cône terminal stérile. C'est à ce moment, quand apparaissent les ovules, que le cône terminal est à l'apogée de sa grandeur relative (Pl. I, 18). Plus tard il ne forme qu'une partie insignifiante de la masse du placenta. Il oblitère exactement la base du canal styloïde, sans laisser le vide que Payer figure à tort.

lies enfin ont conduit à des opinions divergentes (Eichler, *Blüthend.*, I). Magnus a même observé un pistil de *Primula sinensis* biloculaire (d'après Celakovsky, *Neue Beitr. z. Foliolartheorie*, p. 30).

Passons au *Coris monspeliensis* (Pl. II, 1-5).

Le calice est très développé, très en avance sur les autres verticilles et il en est séparé par un long entre-nœud. Le calice formant de bonne heure un tube protecteur, c'est peut-être à cette circonstance que la corolle doit de naître tard et d'être au début fort réduite. Aussi le *Coris* eût été un bon exemple à citer pour ceux qui jadis ont essayé de démontrer que les étamines naissent chez les Primulacées avant les pétales ; l'étamine est déjà fort grosse et sur une section longitudinale on n'aperçoit pas de pétale du tout : le côté droit et le côté gauche de la figure sont entièrement pareils (Pl. II, 2). Mais, il ne faut pas l'oublier, avant que les étamines ne soient ébauchées, la jeune fleur possède un contour pentagonal ; pourquoi les sommets de ce pentagone ne seraient-ils pas, comme partout ailleurs, des pétales ? C'est ce que M. Frank a montré depuis longtemps.

L'ovaire est au début circulaire, à margelle de hauteur uniforme. Le placenta se différencie en une partie terminale effilée et en une masse placentaire d'abord sessile. La partie effilée est ici bien plus longue et plus grêle que chez le *Samolus Valerandi* ; elle s'insinue dans le canal styloïde.

Le cône est à ce moment relativement très grand, il est aussi long que la partie inférieure du placenta, son sommet arrive à une petite distance seulement de l'orifice stigmatique (Pl. II, 3-4). Dans la fleur épanouie, c'est un long appendice cylindrique dont le calibre diminue brusquement à son entrée dans le style où il se termine en pointe (Pl. II, 5). Il mesure environ la moitié de la hauteur de l'ovaire ; il ne remplit par conséquent qu'une assez faible partie du style, car celui-ci est, comme on sait, très long. Au-dessus de lui la cavité styloïde se réduit à une très étroite lumière.

Le placenta du *Coris* ne porte qu'un petit nombre d'ovules (quatre ou cinq) ; ces ovules sont insérés à la partie supérieure du placenta ; la partie inférieure stérile est formée par un parenchyme à cellules arrondies volumineuses, à parois extrêmement minces, même les épidermiques, et qui sont bourrées d'amidon. L'accumulation d'amidon qui se produit dans cet organe et sa disparition au fur et à mesure que les graines mûrissent, en indiquent suffisamment le rôle nourricier.

En résumé, le placenta du *Coris monspeliensis* bien différencié comprend :

1° Un pied ;

2° Une portion élargie dont la partie supérieure seule porte les ovules et dont la partie inférieure recèle des réserves ;

3° un cône terminal stérile, s'engageant profondément dans le canal stylaire.

Le *Primula officinalis* possède un placenta volumineux, sphérique, portant à son sommet un cône très délié, filiforme, tout entier engagé dans le style (Pl. I, 13). Il en est de même chez le *Primula grandiflora*.

Le *Dodecatheon Meadia* possède aussi un long cône, un peu moins filiforme que celui de la Primevère (Pl. I, 19). Dans cette espèce il est extrêmement facile de l'isoler ; il suffit d'arracher le style avec précaution : le cône demeure adhérent au placenta.

Chez le *Dodecatheon*, le pistil tout entier ayant une forme régulièrement conique, il n'y a pas de rétrécissement brusque de l'appendice placentaire à son entrée dans le style ; ce caractère est encore plus accentué chez le *Soldanella alpina*.

Le *Soldanella alpina* possède le plus long filament placentaire que j'ai étudié : il remplit le canal stylaire sur environ le tiers de sa longueur. On sait que le style mesure 10-15 millimètres de longueur, qu'il est filiforme et s'atténue très régulièrement de la base au sommet ; il en est de même de l'appendice placentaire qui y est contenu.

Une coupe transversale effectuée dans le style de la Soldanelle ; vers la moitié de sa

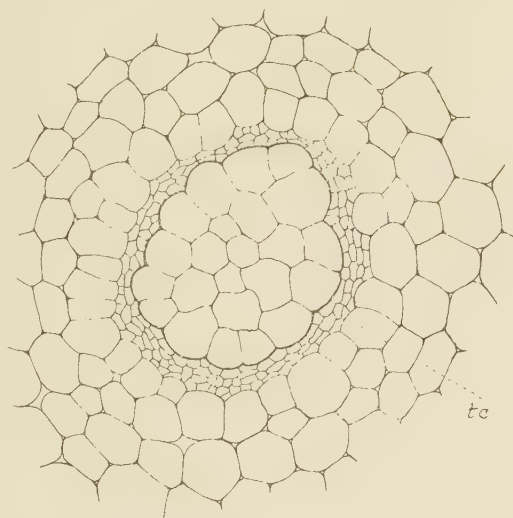


Fig. 3. — *Soldanella alpina*. Coupe transversale vers la base du style d'une fleur non épanouie, montrant au centre l'appendice intrastylaire ; *tc* tissu conducteur formé par l'épiderme du canal stylaire. — Gr. 300.

hauteur, montre un canal stylaire à trois ou quatre branches, à cavité totalement oblitérée par un tissu conducteur formé d'éléments extrêmement petits, à parois minces et nacrées cloisonnés en tous sens. En faisant des coupes transversales successives de haut en bas, on voit apparaître au centre du canal l'appendice placentaire (Fig. 3 ci-devant) ; le tissu conducteur forme une étroite zone tout autour de lui ; il n'existe entre le filament et le tissu conducteur aucun espace vide. Le filament est formé comme le tissu de la paroi du style par un parenchyme ordinaire à petits éléments allongés, à section assez réduite, à parois cellulaires très minces, formées par de la cellulose pure. Enfin, tout à fait à la base du style, le tissu conducteur se réduit de plus en plus et il n'y en a pas dans l'ovaire.

A partir de ce point quel chemin suivent ensuite les tubes polliniques ? Descendent-ils le long du filament ? Cela me paraît bien probable. Cependant, d'après M. Duncan¹, chez la Primevère ils rampent à la surface de la paroi ovarienne pour gagner le fond de l'ovaire et de là remonter le long du placenta.

M. Capus², n'ayant point trouvé de cordons conducteurs dans l'ovaire des plantes à placenta central libre, estimait que la conductibilité était dans ce cas non différenciée, diffuse.

Dans le cas de la placentation centrale libre, les ovules paraissent mal commodément placés pour être atteints par les boyaux polliniques, et dans sa partie inférieure le chemin qui conduit jusqu'à eux est interrompu. Grâce à l'appareil que nous venons de décrire, la conductibilité jusqu'aux ovules paraît assurée.

Il nous reste, pour finir, à examiner quelle est la signification morphologique du cône terminal des Primulacées et quelle lumière il peut jeter sur la valeur si passionnément discutée de leur colonne placentaire.

M. Van Tieghem a depuis longtemps établi que le placenta des Primulacées est parcouru uniquement par un système de faisceaux inverses et il en a conclu qu'il est *en totalité* formé par les talons ligulaires des carpelles.

¹ Duncan, *On the development of the gynæceum and the Method of impregnation in Primula vulgaris*, Linn. Soc. Journ., 1873.

² Capus, *Anatomie du tissu conducteur*, Ann. sc. nat., 6^e série, VII, 1878.

Ce n'est pas que les faisceaux placentaires n'aient souvent cette structure concentrique à xylème central si commune chez les faisceaux floraux, mais lorsqu'ils sont en éventail on reconnaît toujours que la portion principale du liber est tournée vers l'intérieur. D'ailleurs l'orientation inverse est surtout nette dans le pied du placenta. Ainsi chez le *Coris* et le *Soldanella* que j'ai principalement étudiés, il est absolument impossible de trouver une orientation définie dans le haut du placenta, tandis qu'elle est parfaitement inverse dans le pied.

M. Decrock a montré tout récemment que les différents types de faisceaux se rencontrent chez les différentes espèces de Primevères. Dans le *Primula farinosa* où le placenta est très grêle, il n'existe, d'après M. Decrock, qu'un cordon libéro-ligneux concentrique occupant le centre de la colonne et du placenta. Dans ce cas seulement l'orientation était directe. J'ai observé le même fait dans l'étroite colonnette de l'*Androsace villosa*. On peut dire, dans ce cas, qu'il y a au point de vue vasculaire ce que M. Van Tieghem a appelé un « axe transitoire ».

Cet axe est-il aussi virtuel que le pensait M. Van Tieghem il y a trente ans ?

A l'époque où il écrivait son Mémoire sur les Primulacées, il n'admettait pas qu'il pût exister un membre sans faisceaux, et de même qu'il refusait une autonomie au lobule de l'embryon des Graminées, il déniait alors à l'axe toute participation à la formation du placenta des Primulacées. On sait combien, en ce qui concerne les Graminées, il a changé d'avis « depuis qu'il a établi dans un travail récent (*Sur l'existence de feuilles sans méristèles dans la fleur de certaines Phanérogames*, Rev. gén. de Bot., VIII, 1896) qu'il existe, notamment dans l'organisation florale d'un grand nombre de plantes, des feuilles entièrement dépourvues de méristèles¹ ».

M. Celakovsky a admis, au contraire, que les talons carpellaires ne font que tapisser une région centrale caulinaire. Mais il l'a admis sans preuves : les monstruosité de l'*Anagallis arvensis* qu'il décrit et qui consistent en une soudure de la colonne placentaire à la paroi ovarienne, ne démontrent nullement, à mon avis, la nature partiellement caulinaire de cette colonne.

¹ Van Tieghem, *Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées*, p. 269. Ann. sc. nat., 8^e série, III, 1896.

M. Warming s'est adressé à l'histogénèse : « Sans m'abandonner, dit-il, à l'espoir de pouvoir séparer anatomiquement les parties ventrales des carpelles de l'axe qu'elles tapissent, j'ai cependant voulu poursuivre le développement du placenta dans le *Myrsine*. Il s'accroît d'abord comme l'axe et en continuation avec son premier mode d'accroissement, sans qu'il puisse être question d'une création nouvelle. Plus tard, les files verticales de cellules, qui constituent le plérome et qu'on peut poursuivre assez loin dans la base de la fleur, se recourbent vers la surface en forme de gerbe en se divisant par des cloisons longitudinales : de cette façon le placenta grossit considérablement ; mais il n'est pas un fait qui prouve qu'il est composé de deux parties morphologiquement distinctes. On est amené à croire que le placenta est la terminaison de l'axe élargi. » Et plus loin : « L'histogénèse du placenta du *Myrsine* permet cependant de déduire que le noyau du placenta se continuant si manifestement avec la moelle de l'axe est réellement axile, comme l'a dit M. Celakovsky¹. »

Je suis tout à fait de l'avis de M. Warming.

L'allongement si marqué du sommet du placenta, particulièrement chez le *Primula*, le *Coris*, le *Dodecatheon* et le *Soldanella*, me donne à penser qu'il ne représente autre chose que le sommet de l'axe même. Ce serait un axe dépourvu de faisceaux (même dans les cas où le cône est le plus développé, aucun faisceau non seulement ne passe dans l'appendice intrastylaire, mais même ne s'élève au-dessus des ovules dans la portion basilaire du cône).

On a observé fréquemment la prolifération de l'axe des *Primulacées* ; le cône terminal se transformant soit en un bourgeon végétatif, soit en une fleur. Dans ce cas, au système libéro-ligneux ordinaire inverse, s'ajoute un système direct, situé en dedans du précédent. Il peut même arriver que les ovules avortent dans ces fleurs monstreuseuses et alors leur système vasculaire avorte également et le système caulinaire surnuméraire existe seul. M. Van Tieghem, qui a fait connaître ces variations si intéressantes du système vasculaire, en tirait les conclusions absolues que l'on sait.

Aujourd'hui qu'on admet chez les Phanérogames des feuilles sans

¹ Warming, *De l'ovule*, p. 192.

système vasculaire, ne peut-on admettre pareillement que des axes en soient dépourvus ?

Telles sont les raisons qui me donnent à penser que la colonne placentaire des Primulacées est composée d'une partie axile et d'une partie appendiculaire ; la partie axile est, dans certains cas, allongée d'une façon extraordinaire et sert vraisemblablement à amener les boyaux polliniques jusqu'aux ovules.

2. PLOMBAGINACÉES¹.

Chez les Plombaginacées, l'ovaire uniloculaire renferme un seul ovule que les auteurs s'accordent à considérer comme ayant une situation terminale soit apparente, soit réelle.

M. Van Tieghem, dans son Mémoire sur le pistil, ne s'était occupé de la course des faisceaux que dans la corolle et avait laissé de côté le pistil lui-même. Maury voulant combler cette lacune s'exprimait ainsi : « Les cinq faisceaux de l'ovaire se détachent nettement au même point des cinq faisceaux du réceptacle ou axe. Au-dessus de ce nœud les vaisseaux du réceptacle continuent leur course et pénètrent dans le cordon placentaire ou funicule de l'ovule. Des coupes longitudinale de *Plumbago zeylanica*, *P. rosea* montrent avec la plus grande netteté la marche des faisceaux. Or, je n'ai jamais pu observer, sur de nombreuses coupes de fleurs de différents âges et de différentes espèces, l'union du faisceau placentaire avec un seul des faisceaux de l'ovaire comme l'union des faisceaux de la corolle avec ceux des étamines » (*op. cit.*, p. 81). Aussi concluait-il à la nature « *centrale axile* » de l'ovule.

¹ Mirbel, *Nouvelles recherches sur la structure de l'ovule*, etc...., Mém. de l'Acad. des sciences, IX, 1830.

Barneoud, *Sur le développement, la structure et la classification des Plantaginées et des Plombaginées*, 1844.

Payer, *Organog.*, p. 614, pl. CLIII.

Van Tieghem, *Struct. du pistil*, pl. I (*Armeria*).

Reuther, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüthe*, Bot. Ztg., 1876.

Maury, *Étude sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginées*, Ann. sc. nat., 7^e série, IV, 1886.

Pax, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 1, 1891.

Reuther est allé jusqu'à décrire la cellule mère du sac embryonnaire au sommet de l'axe avant qu'il ne s'allonge en funicule ; c'était suivre de la plus péremptoire façon la transformation d'un sommet végétatif en nucelle. Disons tout de suite que les figures de Reuther, moins audacieuses que son texte, ne le démontrent pas et sont d'une fidélité qui fait de son mémoire le plus important document sur la question.

Quoi qu'il en soit des interprétations, un fait paraît incontestablement se dégager des observations antérieures, c'est que l'ovule des *Plombaginées* est situé dans le prolongement de l'axe.

Aussi M. Van Tieghem considère ce pistil comme un cas-limite de celui des *Primulacées* ; il dit qu'il existe ici « une colonne placentaire de même origine que celle des *Primulacées*, mais ne portant au sommet qu'un seul ovule » (*Traité de Botanique*, 2^e édit. p. 1703).

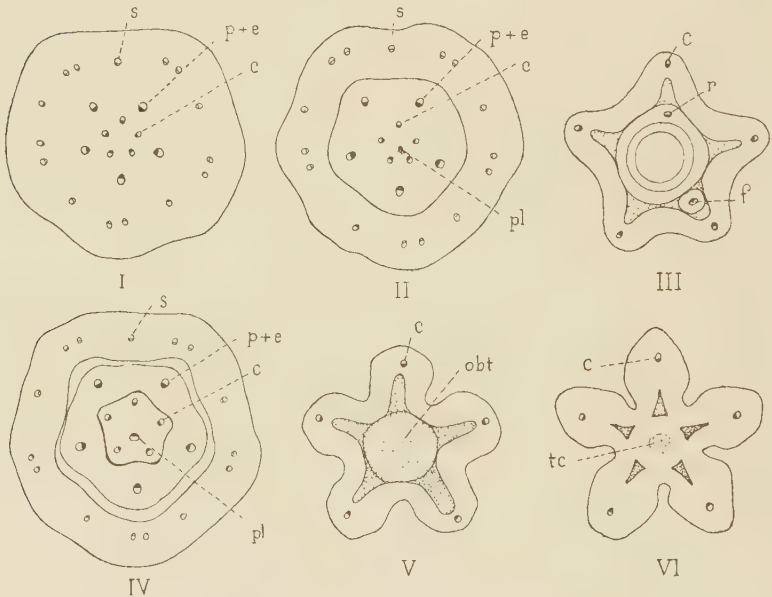


Fig. 4. — *Armeria longearistata*. Coupes transversales successives de la fleur ; r raphé ; f funicule ; obt. obturateur ; tc tissu conducteur du style ; les autres lettres même signification que dans les figures précédentes. — Gr. 40.

J'ai étudié les *Armeria alpina* et *longearistata* ; ce qui suit s'applique indifféremment à l'un ou à l'autre.

Reprenons d'abord la course des faisceaux dans une fleur épanouie, au moyen des coupes transversales successives (Fig. 4 ci-contre).

A la base de la fleur, les faisceaux sont disposés en trois cercles concentriques, savoir : les sépalaires, les stamino-pétalaires et les cinq médians carpellaires épisépales.

Plus haut, l'unique faisceau placentaire se détache en avant, entre les deux faisceaux carpellaires antérieurs avec lesquels il est en relation ; il se porte ensuite en dedans, à l'intérieur du pentagone formé par les cinq faisceaux carpellaires. Son bois est tourné en dedans, en arrière par conséquent.

La base du pistil s'isole ensuite. Une section au milieu de l'ovaire montre une cavité pentagonale présentant cinq gouttières épisépales, dont une postérieure. Le raphé est logé dans la gouttière postérieure ; le funicule qui lui est opposé est un peu déplacé latéralement pour venir se loger dans une des gouttières ovariennes.

Pas plus que chez les Primulacées, il n'existe ici de bandelettes de tissu conducteur dans l'ovaire.

Dans sa partie supérieure, l'ovaire est rempli par l'*obturateur*, massif de tissu conducteur, formé par la prolifération en stalactite de l'épiderme du canal styloïde. Dans cette région, les gouttières ovariennes s'approfondissent de plus en plus ; enfin chacune d'elles devient une des branches du style, et à son extrémité forme un des stigmates ; ceux-ci sont en conséquence épisépales.

En somme, ici, au point de vue vasculaire, il n'y a pas d'axe transitoire. L'ovule est innervé par un faisceau collatéral ; ce faisceau se détache des faisceaux carpellaires après leur individualisation ; il naît du côté antérieur.

Une coupe longitudinale antéro-postérieure montre que le funicule est loin d'être situé dans le prolongement géométrique de l'axe : la fente qui le sépare de la paroi ovarienne antérieure est très étroite, le funicule est exactement appliqué contre la paroi ; au contraire, la fente qui le sépare de la paroi ovarienne postérieure est large et à fond relativement plat. La profondeur de ces deux fentes est sensiblement la même. Une telle coupe longitudinale axiale ne rencontre point simultanément le funicule et le raphé : on s'en rend compte puis-

qu'ils sont situés dans les angles d'une cavité à section pentagonale (Pl. II, 10).

Cette situation latérale du funicule pourrait, à la vérité, être due à un déplacement tout secondaire. On est du moins tout disposé à l'admettre quand on voit les auteurs s'accorder à figurer l'ovule comme naissant dans le prolongement rigoureux de l'axe. Mais justement c'est là ce qui est complètement faux.

Le pistil a, au début, la forme d'un cylindre très régulier à base supérieur concave, à bord supérieure horizontal. Puis cinq mamelons stylaires proéminent sur le bord et en même temps un mamelon ovulaire se développe au centre (Pl. II, 7).

Le mamelon ovulaire est séparé de la paroi ovarienne naissante (*mur annulaire* ou *ceinture* de Reuther) par un sillon circulaire qui n'est pas identique en avant et en arrière ; en avant il est plus obtus et moins profond qu'en arrière. Nous trouverons plus loin chez les Composées une différence du même genre.

Comme chez les Composées, nous admettons ici que c'est la partie du fond du sillon qui est la moins aiguë et la plus élevée et qui d'ailleurs se trouve placée dans le prolongement apparent de l'axe qui représente le sommet. Ici il est situé en avant de l'ovule.

La différence de profondeur entre la région antérieure et la région postérieure du fond de la cavité ovarienne ne s'accroît pas ; aussi n'est-elle point apparente plus tard ; c'est, au contraire, leur différence de largeur qui s'exagère, c'est-à-dire l'excentricité de l'ovule.

Dans la figure de Payer (*op. cit.*, pl. CLIII, 6, *Armeria plantaginea*) l'ovule paraît beaucoup plus terminal que dans celle que je donne moi-même Pl. II, 8 ; il n'est pas dorsalement appliqué contre la paroi ovarienne. Cela peut tenir à une inexactitude ou bien aussi à une apparence que j'ai pareillement observée. Si on effectue une coupe épaisse et non antéro-postérieure, telle que celle figurée Pl. II, 9, on apercevra l'ovule en profondeur et il paraîtra dans le prolongement de l'axe. Mais une chose doit mettre en garde, c'est la position du nucelle : il est alors vu de trois quarts, tandis que dans une section bien antéro-postérieure on le voit de profil.

La formation des téguments et la différenciation du nucelle débute alors que le funicule n'a acquis que la première des deux courbures qui amèneront le micropyle à être supérieur. Il en résulte que

l'ovule, quand il est jeune, a, par rapport à l'ovaire, la même position que chez les Primulacées (Fig. 5 du texte).

On connaît l'appareil curieux qui conduit ici le boyau pollinique jusqu'à l'ovule. Chez les Primulacées, c'était le placenta qui s'avavançait vers le style, ici c'est le style qui vient à l'ovule. Ces modes de fécondation tout différents sont-ils en rapport avec la situation différente du micropyle qui, chez les Primulacées, est dirigé en bas vers le placenta et, chez les Plombaginées, en haut vers le style ?

Je ferai remarquer en finissant que l'innervation de l'ovule confirme l'idée que les carpelles sont épisépales, à stigmates dorsaux.

Telle est la constitution de ce pistil de l'*Armeria* qui a si longtemps passé pour un des plus solides exemples de la nature axile de l'ovule.

Je me suis attaché à démontrer :

1° Que l'axe n'entre en rien dans sa constitution ; qu'il est au contraire frappé d'un arrêt de développement absolu et que son sommet est situé en avant de l'ovule ;

2° Que le cordon qui porte l'ovule est un simple funicule, innervé par un faisceau collatéral, né excentriquement et provenant de deux des faisceaux carpellaires déjà individualisés.

Aussi on ne peut envisager le cordon de l'ovule de l'*Armeria* comme une colonne placentaire de Primulacée, qui serait extrêmement grêle et ne porterait au sommet qu'un ovule. L'idée était sédui-

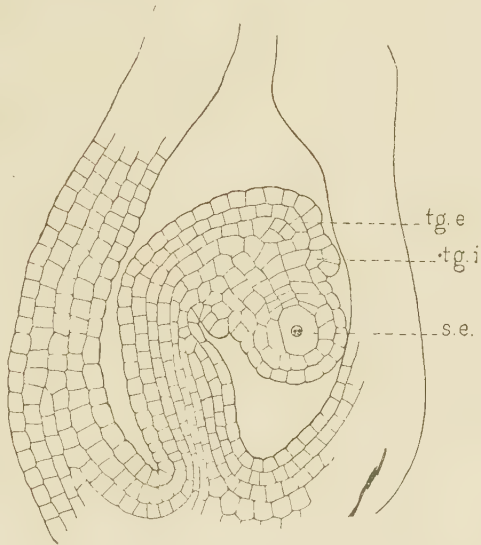


Fig. 5. — *Armeria alpina*. Jeune ovule au moment de la formation des téguments ; *tg. i* tégument interne ; *tg. e* tégument externe à peine indiqué ; *se* sac embryonnaire. — Gr. 250.

sante, mais elle n'est pas juste. S'il y a une analogie entre les Plombaginées et les Primulacées, elle est moins étroite que cette interprétation ne le ferait supposer.

IV. — Bicarpellées.

Le système libéro-ligneux floral des Bicarpellées ayant été étudié avec détail par de nombreux auteurs et principalement par MM. Van Tieghem et Grélot, je n'ai cru devoir rapporter mes observations sur ce point que lorsqu'elles apportent quelques contributions nouvelles aux notions déjà acquises.

A. Contortées.

I. OLÉACÉES ¹.

L'étude du Jasmin doit être séparée de celle des autres Oléacées.

Chez le *Jasminum fruticans*, le pistil est séparé de la corolle par un long entre-nœud : une sorte de disque lui sert de pied. Les faisceaux carpellaires médians se détachent à peu près à mi-hauteur de ce disque ; les autres faisceaux carpellaires continuent leur course ascendante sans, à aucun niveau, se réunir en un axe transitoire. L'ovaire est biloculaire sur presque toute sa hauteur : le sommet de l'axe n'est situé qu'un peu au-dessous de la base du style, comme on peut s'en convaincre en comparant les coupes longitudinales, médiane et perpendiculaire au plan médian (Pl. II, 12, 13). Au-dessous de l'orifice styloïde, sur la ligne médiane, s'étend une simple fente revêtue par un épiderme modifié en tissu conducteur papilleux ; à partir du sommet de l'axe, le tissu conducteur se bifurque dans chaque carpelle pour finir sur le côté interne (par rapport au carpelle) de chaque funicule. La cloison renferme de part et d'autre de la ligne médiane un grand massif de cellules scléreuses ; ces éléments n'acquièrent pas des parois très épaisses, mais la sclérose en est précoce : elle a lieu dès la floraison et précède celle des cellules analogues disséminées dans le péricarpe.

¹ Knoblauch, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*. Theil IV, Abth. 2.

J'ai étudié en outre : *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Forsythia viridissima*, *F. pendula*, *Olea europæa*, *Fraxinus excelsior*.

Leur pistil est essentiellement construit comme celui du Jasmin ; l'étude du développement est particulièrement aisée à cause des points de repère fournis par la symétrie binaire de l'androcée (*Olea europæa*, pl. II, 14).

Ce pistil diffère de celui du Jasmin à certains égards, savoir :

1° Il n'existe pas de long entre-nœud entre le pistil et les autres verticilles. Tout au contraire, chez le *Forsythia* l'ovaire est à demi-infère, de sorte qu'au moins en apparence les faisceaux placentaires se séparent au-dessous de ceux des autres verticilles ;

2° La cloison est étroite et haute et son système vasculaire a toujours, sur une hauteur variable, une structure axile. Cet axe transitoire existe chez toutes les espèces étudiées ;

3° La cloison demeure constamment parenchymateuse dans sa partie centrale ; les éléments scléreux ne se rencontrent que dans une zone mécanique faisant le tour des loges (chez *Syringa*, *Forsythia*, etc.).

2. GENTIANACÉES¹.

J'ai étudié : *Gentiana excisa*, *G. verna*, *Erythræa Centaurium*, *Menyanthes trifoliata*.

Chez toutes ces espèces l'axe est rudimentaire, très bas, presque nul ; par son union parenchymateuse avec les parois de l'ovaire, il forme une cloison qui divise en deux le fond de la cavité ovarienne. L'ovaire est en conséquence uniloculaire sur presque toute sa hauteur et la placentation pariétale. Chez l'*Erythræa Centaurium* (le même fait a lieu chez d'autres Gentianacées) les deux placentas sont très développés, ont leurs bords enroulés en dehors, et sont accolés de façon à diviser complètement l'ovaire en deux compartiments.

Le tissu conducteur de l'ovaire est formé par une bande épidermique verticale, unique de chaque côté, correspondant à la ligne de concrescence des carpelles.

¹ Gilg, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 2.

Perrot, *Anatomie comparée des Gentianées*, Ann. sc. nat., 8^e série, VII, 1898.

Les Gentianacées sont les Contortées à pistil parfaitement syncarpé dont l'axe est le moins développé.

3. ASCLÉPIADACÉES ET APOCYNACÉES ¹.

La fleur des Asclépiadacées a été l'objet d'études approfondies de Payer, Baillon, de MM. Corry, Schumann, Chauveaud et Grélot. Il serait superflu de la décrire à nouveau. Elle offre beaucoup d'intérêt à notre point de vue comme exemple de pistil apocarpé.

Je renvoie le lecteur aux figures 2 à 5 du beau mémoire de M. Chauveaud sur le *Dompte-Venin* ; elles montrent comment les deux carpelles, naissant de part et d'autre du sommet de l'axe, ne laissent de libre que ce sommet : « Le mamelon central, au lieu de demeurer convexe, comme auparavant, devient concave à son extrémité, il exagère cette concavité et bientôt paraît s'être bifurqué. Cette apparence tient à ce que les saillies qui naissent sur ses flancs sont reportées vers le sommet et semblent continuer directement, vers le haut, le mamelon central. Ces saillies, au nombre de deux seulement, sont placées l'une derrière l'autre par rapport au rameau qui porte le pédoncule floral considéré, elles représentent le pistil. » (Chauveaud, *loc. cit.*, p. 6.)

Chez les Apocynacées étudiées, les carpelles sont légèrement soudés par leur base. Toutefois l'union est purement parenchymateuse. La séparation des faisceaux du pistil a lieu chez le *Nerium Oleander*, par exemple, dans l'intérieur même du réceptacle avant la séparation des appendices.

En somme, dans ces deux familles on peut dire que l'axe ne prend point de part à la constitution du pistil. Même lorsqu'il réunit la base des deux carpelles, il est, en tout cas, dépourvu du système vasculaire.

¹ Schumann, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 2.

Chauveaud, *La fécondation dans les cas de polyembryonie. Reproduction chez le Dompte-Venin*, Paris, 1892.

B. Tubiflores.

a). Tubiflores à micropyle supérieur.

I. BIGNONIACÉES et ACANTHACÉES¹.

Parmi les Bignoniacées nous avons étudié le *Catalpa Bungei* et le *Tecoma radicans*.

Chez le *Catalpa Bungei* l'axe formant cloison ne s'élève qu'à mi-hauteur de l'ovaire ; la placentation est axile dans le bas et pariétale-septale dans le haut de l'ovaire. La partie médiane de la cloison ne porte pas d'ovules. Les faisceaux placentaires sont situés latéralement et se regardent par leur liber ; ils ne sont contigus que dans la partie toute basilaire du placenta ; à aucun niveau ils ne sont réunis en un axe transitoire. Chez le *Tecoma radicans* l'axe s'élève plus haut,

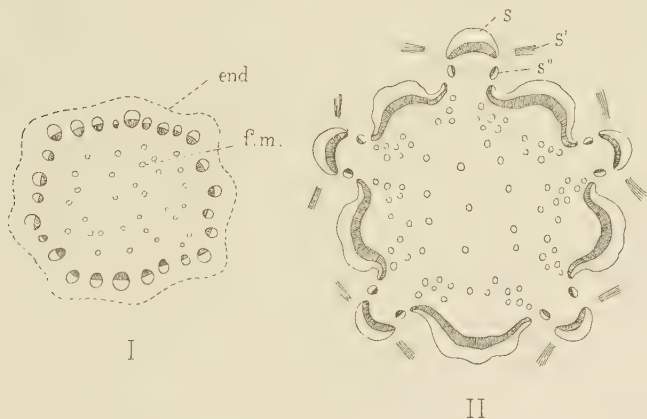


Fig. 6. — *Tecoma radicans*. I. Coupe transversale du cylindre central du pédicelle floral immédiatement au-dessous de la fleur ; *end.* endoderme amylière ; *fm* faisceaux médullaires inverses ; — II. Coupe du cylindre central, effectuée un peu plus haut, au niveau de la séparation des sépales ; *s* sépale médian ; *s'* et *s''* sépales marginaux. — Gr. 15.

¹ Payer, *Organog.*, pl. CLI et CXXI.

Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3.

presque au sommet de l'ovaire ; les faisceaux placentaires sont contigus, mais sans se réunir d'ailleurs en un axe transitoire.

Nous avons remarqué dans le réceptacle floral du *Tecoma radicans* des faisceaux médullaires dont l'existence ne nous a pas paru avoir été encore signalée.

Le pédicelle floral a un cylindre central normal formé d'une assez large moelle entourée de 15 à 20 faisceaux libéro-ligneux rangés en un cercle. Immédiatement au-dessous de la fleur, on voit apparaître dans la moelle, distribués irrégulièrement sur toute son étendue, un grand nombre de petits faisceaux libéro-ligneux inverses ; ces faisceaux ont une terminaison inférieure libre, sans relation avec l'anneau vasculaire normal (Fig. 6 ci devant). Plus haut ces faisceaux augmentent en nombre et en dimensions jusqu'au niveau où le cylindre central se dilate fortement et émet les faisceaux sépalaires. A partir de ce niveau les faisceaux médullaires se portent vers la périphérie et ils sortent avec les faisceaux floraux. Comme il y a à ce niveau un très grand nombre de faisceaux disséminés sur toute l'étendue de la coupe, il nous est désormais impossible de les suivre avec certitude. Les faisceaux floraux du *Tecoma* sont annulaires ; dans le réceptacle floral, au moment de leur émission, ils ont la forme d'un fer à cheval ; ce sont précisément les deux bords du fer à cheval qui se rejoignent plus haut qui nous paraissent formés par les faisceaux anormaux. Ceux-ci formeraient ainsi la partie marginale de la trace du faisceau floral ; c'est surtout pour les faisceaux sépalaires et pétales que nous serions porté à le croire.

Ces faisceaux médullaires du réceptacle floral du *Tecoma* représentent assurément dans la fleur les formations médullaires inverses que Sanio a découvertes dans la tige de la même plante. D'après M. J.-E. Weiss, ces productions circummédullaires sont *les terminaisons des parties marginales des faisceaux foliaires rentrées dans la région médullaire*. Nos observations tendraient, pour ce qui est de leurs homologues floraux, à confirmer cette opinion que Hovelacque a combattue¹.

¹ Sanio, *Notiz über Verdickung des Holzkörpers auf den Markseite bei Tecoma radicans*, Bot. Ztg., 1864 (février).

Id., *Ueber endogene Gefässbündelbildung*, *ibid.*, juillet 1864. — J.-E. Weiss, *Das*

Parmi les Acanthacées nous avons étudié l'*Acanthus spinosus* et le *Thunbergia alata*.

L'axe est bas chez *Thunbergia*, un peu plus élevé chez l'*Acanthus* (Pl. II, 15). Il n'y a pas d'axe transitoire.

Chez l'Acanthe les faisceaux placentaires sont extrêmement puissants ; ils forment de chaque côté de la ligne médiane deux rectangles divisés en deux moitiés par une bande parenchymateuse. Leur bois est disposé en files régulières, mais il n'a nullement une origine secondaire. A l'état adulte, ces faisceaux sont entièrement sclérifiés et forment à la cloison un squelette volumineux.

2. SCROPHULARIACÉES et GESNÉRACÉES¹.

Chez les Scrophulariacées l'axe formant cloison est très développé en hauteur et atteint le haut de l'ovaire où il finit à la base du style (*Phygellus*, *Digitalis purpurea*, *Scrophularia nodosa*, etc.). La placentation est en conséquence entièrement centrale. Chez *Digitalis grandiflora*, néanmoins, le sommet de la cloison n'atteint pas tout à fait la partie supérieure de l'ovaire, et les bords placentaires libérés portent encore des ovules sur une certaine hauteur.

Il y a un axe transitoire dans la partie inférieure du placenta, M. Van Tieghem en avait signalé l'existence chez le *Digitalis purpurea*. Il est intéressant de noter que chez l'espèce bien voisine *D. grandiflora* cet axe transitoire fait défaut et que la course des faisceaux placentaires est un peu différente. Chez le *Digitalis purpurea* après la séparation des faisceaux carpellaires pariétaux les faisceaux restants se distribuent en deux groupes principaux, l'un antérieur, l'autre postérieur, formant un cercle jusqu'à mi-hauteur de l'ovaire, puis se

markständige Gefässbundelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu Blattspuren, Bot. Centr., XV, 1883.

Hovelacque, Appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, etc. Thèse de doctorat, Paris, 1888.

¹ Payer, Organog., pl. CXI (Scroph.).

Joh. Chatin, Développement de l'ovule et de la graine chez les Scrophulariées, etc... Ann. sc. nat., 5^e série, XIX, 1874.

Wettstein, in Engler et Prantl, Pflanzenfamilien, Theil IV, Abth. 3, 1891.

séparant l'un en avant, l'autre en arrière. Chez *D. grandiflora* il y a aussi deux groupes principaux, mais ils ont la forme d'un faisceau concentrique à bois central et ils ne se réunissent point en un axe transitoire ; de plus ils sont latéraux ; de telle sorte que dans la première espèce chaque groupe placentaire correspond aux marges d'un même carpelle et dans la seconde à celles de deux carpelles contigus.

Chez l'*Hebenstreitîa dentata*, qui appartient à la petite famille des Sélaginacées, généralement regardée comme une simple tribu des Scrophulariacées, il n'y a qu'un seul ovule dans chacune des trois loges. Il existe un axe transitoire qui a la forme d'un faisceau triangulaire à xylème central ; il s'élève sur toute la hauteur de l'ovaire et ne cesse qu'à la partie toute supérieure où sont insérés les ovules. L'axe intraovarien s'élève jusqu'à la base du style. L'ovule des Sélaginacées est porté sur un funicule épaissi sur lequel il est comme articulé (cette disposition existe aussi chez les Scrophulariacées). Les trois funicules et les bords des carpelles libérés au sommet de l'ovaire forment une masse très irrégulièrement lobée qui coiffe le sommet de l'axe d'une façon assez particulière (Pl. II, 16).

Les Gesnéracées, que diverses raisons font ranger auprès des Scrophulariacées, en diffèrent beaucoup au point de vue du pistil, car leur placentation est pariétale.

Chez *Martynia Probovidea*, où nous avons étudié la course des faisceaux, il n'y a pas d'axe transitoire ; les faisceaux placentaires ont une position nettement pariétale et correspondent, comme chez *Digitalis grandiflora*, aux marges de deux carpelles contigus. La cloison est très basse et ne forme qu'une simple saillie transversale au fond de l'ovaire ; elle est dépourvue de tout système vasculaire.

En résumé, les Scrophulariacées sont caractérisées par un axe très développé au point de vue parenchymateux, ordinairement même parcouru par un axe vasculaire transitoire. Les Gesnéracées ont au contraire un axe rudimentaire.

3. HYDROPHYLLACÉES et BORRAGINACÉES ¹.

Parmi les Hydrophyllacées j'ai étudié : *Phacelia tenacetifolia* et *Hydrophyllum canadense*.

¹ Peter (*Hydroph.*) et Gürke (*Borrag.*) in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3.

L'axe est très bas, presque rudimentaire ; l'ovaire est uniloculaire sur presque toute sa hauteur ; la placentation est entièrement pariétale (Pl. II, 17).

Chez l'*Hydrophyllum* les placentas offrent une particularité curieuse. Ils sont extrêmement développés et forment une sorte de sac clos qui tapisse la cavité ovarienne ; les graines sont logées dans ce sac dont les contours irréguliers se moulent sur elles ; au moment de l'anthèse ces lames placentaires sont gorgées d'amidon (Fig. 7 ci-contre). Chez le *Phacelia* ces lames placentaires n'existent point.

Parmi les Borraginacées j'ai étudié le *Borrage officinalis* et l'*Echium plantagineum*.

L'axe est ici tout à fait rudimentaire. Contrairement à ce qui a lieu chez les Hydrophyllacées, son sommet est immédiatement en contact avec l'orifice inférieur du style. Il est très déprimé et situé bien au-dessous du niveau inférieur des loges ovariennes (Pl. III, 10, *Borrage*). Ce sommet est revêtu d'un épiderme modifié qui le transforme en ce que M. Capus a décrit sous le nom de *tampon* de tissu conducteur.

Au point de vue de la course des faisceaux, il y a à noter surtout la terminaison des médians carpellaires en un massif de trachées libres (Henslow, Grélot).

De plus, en effectuant les coupes transversales successives, on est frappé du fait que je signale aussi plus loin chez les Labiées, à savoir que les faisceaux les plus centraux se séparent prématurément. La coupe longitudinale permet de se rendre compte que cette singularité est plus apparente que réelle et provient de la forme déprimée, presque concave, du réceptacle.

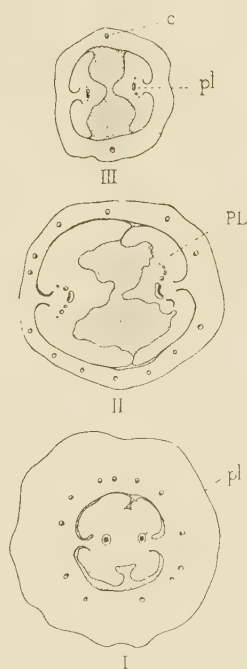


Fig. 7. — *Hydrophyllum canadense*. I à III. Coupes transversales successives de l'ovaire ; PL, placenta étalé en grandes lames qui forment un sac presque complètement clos, entourant les ovules et se moulant sur eux ; ceux-ci ne sont pas figurés. — Gr. 15.

b) *Tubiflores à micropyle inférieur.*

1. POLÉMONIACÉES, CONVULVULACÉES ¹.

J'ai étudié parmi les Polémoniacées : *Polemonium caeruleum*, *Gilia tricolor*, *Phlox paniculata*.

Chez ces trois types l'axe est élevé et ne s'éteint que dans la région supérieure de l'ovaire ; la placentation est entièrement axile.

L'axe intraovarien forme une masse, assez volumineuse chez *Polemonium*, reliée à la paroi par des cloisons minces, extrêmement courtes chez le *Phlox*. Il y a constamment un axe transitoire (il y en a un aussi chez le *Polemonium reptans* d'après M. Grélot). Cet axe transitoire a une section triangulaire, ce qui est en rapport avec la trimérie du pistil ; chez le *Phlox paniculata* c'est un simple faisceau concentrique à bois central, dépourvu de moelle ; dans cet exemple la réduction du système vasculaire se trouve nettement en rapport avec le petit nombre des graines.

L'existence constante d'un axe transitoire dans cette famille m'a engagé à en suivre le développement (Pl. III, 1 et 2 *Phlox paniculata*, 3-7 *Polemonium caeruleum*). Il ne présente rien de particulier. Le pistil a une forme conique avec un gros axe intraovarien sur lequel les ovules paraissent naître. Chez le *Phlox* il existe au-dessous de l'ovule une petite saillie de l'axe qui est assez remarquable (Pl. III, fig. 1, o). Payer l'interprète comme un rudiment témoignant de l'avortement des ovules du fond de la loge.

En résumé, les Polémoniacées ont un axe intraovarien très développé, renfermant un système caulinaire, portant les ovules, et qui a l'apparence d'une production caulinaire.

Parmi les Convolvulacées j'ai étudié : *Convolvulus tricolor*, *Ipomæa cordigera* et *Pharbitis hispida*.

La structure du pistil est la même chez ces trois espèces.

L'axe est très bas, particulièrement chez l'*Ipomæa cordigera* ; il

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXXII et CXXIII.

Peter, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3.

dépasse à peine le niveau de séparation du disque et de la corolle ; la placentation est basilaire avec des ovules dressés à micropyle inférieur qui rappellent beaucoup ceux des Labiées. L'ovaire, qui devrait être uniloculaire sur toute sa hauteur puisque le sommet de l'axe en occupe le fond, se trouve être pluriloculaire dans sa partie supérieure par suite de l'invagination de la base du style (Pl. III, 8, *Pharbitis hispida*).

La coupe transversale effectuée à mi-hauteur de l'ovaire offre en son centre un très gros cordon de tissu conducteur (Fig. 8). Ce cordon représente la cavité styloïde oblitérée rencontrée ici dans sa partie inférieure.

En somme, il y a ici une véritable *gynobasie* : le style n'est apical qu'en apparence. Imaginons une séparation parenchymateuse entre le cordon conducteur et les loges ovariennes et nous aurons exactement la même disposition que chez les Labiées. Cette

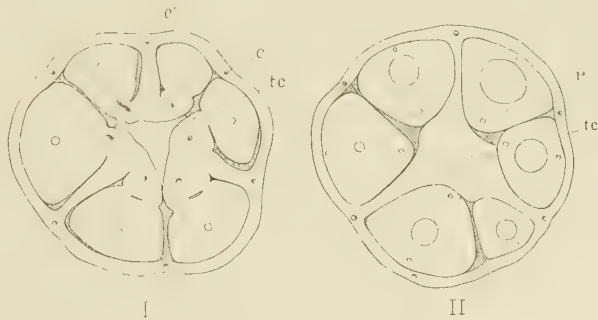


Fig. 8. — *Pharbitis hispida*. I. Coupe transversale prise à la base de l'ovaire, au niveau de la séparation des bords carpelaires ; — II, Plus haut, dans la région moyenne, le tissu conducteur forme un cordon central, *tc*. — Gr. 15.

séparation existe chez les Convolvulacées de la tribu des Dichondrées : c'est le terme de passage.

Je ferai remarquer que le pistil des Convolvulacées est tout-à-fait différent de celui des Polémoniacées : celui-ci est caractérisé au contraire par un grand développement de l'axe, tout au moins chez les espèces étudiées.

2. SOLANACÉES¹.

J'ai étudié : *Atropa Belladonna*, *Nicandra physaloides*, *Capsicum annum*, *Physalis Alkekengi*, *Solanum Dulcamara*, *S. tuberosum*, *Lycopersicum cerasiforme*, *L. esculentum*, *Nicotiana Tabacum*, *Petunia violacea*, *Datura Stramonium*.

Chez toutes ces espèces l'axe formant cloison s'élève jusqu'au sommet de l'ovaire de façon à appliquer son sommet contre l'orifice du canal styloïde : les loges sont en conséquence entièrement séparées.

La cloison est ordinairement épaisse ; dans beaucoup d'espèces et au plus haut degré chez les *Lycopersicum*, *Capsicum* et *Nicandra* elle forme une énorme masse centrale couverte de graines sur toute sa surface ; lors de la maturité cette masse placentaire s'accroît beaucoup, devient fréquemment charnue et même pulpeuse ; les graines y sont parfois immergées par la prolifération des tissus avoisinants. La paroi ovarienne, au contraire, demeure assez mince et ne prend qu'une part faible ou même nulle à la carnosité du fruit. Par exemple, chez le *Nicandra physaloides*, où le péricarpe a une consistance parcheminée, la paroi ovarienne est formée par un épiderme externe à cellules palissadiques épaissies de façon à n'avoir qu'une étroite lumière cylindrique (comme celles du tégument séminal des Légumineuses), par un exoderme sclérifié et par cinq ou six assises de cellules parenchymateuses non épaissies qui se dessèchent à maturité. Dans d'autres cas cependant la paroi ovarienne contribue à la formation de la pulpe (Caruel, Strasburger, Garcin, etc.).

Chez le *Datura* les ovules ne sont pas portés par la cloison : ils sont situés sur des placentas pariétaux formant des cloisons incomplètes qui de l'angle que forme la paroi avec la vraie cloison (celle qui est perpendiculaire au plan antéro-postérieur), s'avancent vers le centre.

Chez beaucoup de Solanées le nombre des loges est supérieur à

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXXXII (*Nicotiana*).

Strasburger, *Bot. Prakticum*, p. 559.

Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3

deux. D'après certains auteurs (et en particulier M. Van Tieghem) il y aurait alors autant de loges que de carpelles, de sorte que le nombre en pourrait atteindre une dizaine et au delà dans la Tomate comestible. Pour d'autres ce sont là de fausses cloisons. (Eichler.) Il est assez difficile d'en décider. Le cas du *Datura* est favorable à la seconde opinion : en effet, il n'est point douteux que les placentas pariétaux correspondent aux marges de deux carpelles seulement et cependant il y a quatre loges. D'ailleurs quand il y a plusieurs cloisons, chez *Capsicum* et *Lycopersicum*, par exemple, elles n'atteignent pas toute la partie supérieure de l'ovaire : la plupart s'arrêtent à mi-hauteur, de telle sorte qu'une coupe transversale pratiquée dans la région toute supérieure montre bien souvent trois et même seulement deux loges. Le développement ne prouve rien : les fausses cloisons n'ont pas une origine plus tardive; du moins à ce que j'ai pu constater chez le *Lycopersicum esculentum*¹.

Le système vasculaire n'offre rien de particulier. Chez aucune des espèces étudiées je n'ai trouvé d'axe transitoire bien caractérisé. M. Grélot en décrit un chez le *Ichroma tubulosum*. Chez le *Datura*, où les cloisons sont minces et stériles, elles ne sont cependant point dépourvues de tout système vasculaire : quatre ou cinq faisceaux parcourent l'axe, au point de croisement des deux cloisons.

En résumé, les Solanacées sont caractérisées par un axe parenchymateux très développé s'élevant jusqu'au sommet de l'ovaire, rarement parcouru par un système vasculaire caulinaire (*Ichroma*).

3. LENTIBULARIACÉES².

J'ai étudié *Pinguicula vulgaris* et *P. alpina*.

Le pistil en est très remarquable par son placenta central libre. Ce

¹ On trouve facilement dans les cultures des fleurs de Tomate dont le pistil est monstrueux avec un ovaire difforme et plusieurs styles plus ou moins complètement réunis en une masse fasciée. Il semble que plusieurs pistils soient concrets. Le système vasculaire ne fournit rien de démonstratif.

² Dickson, *On the development of flower of Pinguicula vulgaris*, etc. Trans. of the royal Soc. of Edinburgh, 1869.

Kamienski, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3.

placenta est comme celui des Primevères volumineux et porte de nombreux ovules.

Naturellement j'ai cherché s'il n'y aurait pas ici un appendice intra-styloïde du placenta comme chez les Primulacées. Il y a quelque chose de bien analogue. C'est un cône stérile qui termine le placenta et qui vient finir juste à la base du style, mais sans s'y engager (Pl. III, 9).

Je n'ai vu figuré nulle part cet appendice terminal du placenta ; partout le placenta est représenté sphérique à sa partie supérieure et chargé d'ovules sur toute sa surface.

Il n'y a pas de tissu conducteur dans l'ovaire.

Au point de vue vasculaire, rien d'intéressant : les deux groupes de faisceaux placentaires se réunissent dans le pied du placenta en un système direct formé par un simple faisceau concentrique. Ce faisceau se dissocie bientôt en un grand nombre de branches.

4. LABIÉES ¹.

Chez les Labiées, l'axe est extrêmement bas ; son sommet est situé au fond d'un enfoncement qui a la forme d'une fente médiane. Une coupe longitudinale perpendiculaire au plan médian (Pl. III, fig. 11, *Lamium maculatum*) rencontre cette fente perpendiculairement et elle a alors l'aspect d'un puits très étroit. Une coupe longitudinale médiane (Pl. III, fig. 13-14, *Phlomis fruticosa*) la montre de face sous l'aspect d'une cavité demi-circulaire. Cette cavité est tapissée par un

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXIV.

Joh. Chatin, *op. cit.*

Briquet, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3 ; 1895.

Henslow, *op. cit.*

Grélot, *op. cit.* et *Sur l'indépendance de certains faisceaux dans la fleur*, Comptes rendus, août 1897.

Gillot et Parmentier, *Un cas tératologique de Lamium album*, Bull. Soc. bot. Fr., 1897.

Vidal, *La course des faisceaux dans le réceptacle floral des Labiées*, Journal de Botanique, XII, 1898.

épiderme qui offre les caractères du tissu conducteur (prolifération, gélification des membranes; il n'y a pas formation de poils).

Le style étant gynobasique, l'orifice inférieur de son canal est précisément en contact avec le haut de la fente médiane qui surmonte le sommet de l'axe, et que nous venons de décrire; d'autre part, le micropyle est situé dans le voisinage immédiat de cette fente conductrice. Et c'est ainsi que, sans interruption du tissu conducteur, le boyau pollinique arrive aux ovules.

Il est des Labiées, dites Verbénoïdes (Ajugoïdées et Prostanthéroïdées), dont la gynobasie n'est qu'imparfaite ou nulle; il était intéressant de voir si la disposition du tissu conducteur dans l'ovaire était de ce fait modifiée.

J'ai étudié à ce point de vue l'*Ajuga reptans* (Pl. III, fig. 12). Il existe une véritable cloison; le sommet de l'axe ici n'est point enfoncé comme chez les autres Labiées au-dessous du niveau inférieur des loges ovariennes. Chez l'*Ajuga*, l'orifice inférieur du canal styloïde est situé bien au-dessus du sommet de l'axe. Le boyau pollinique est transmis par des cordons conducteurs placentaires. Les ovules sont insérés très haut sur des placentas pariétaux.

On peut remarquer combien ces dispositions s'éloignent de celles des Labiées ordinaires pour se rapprocher de celles des Bicarpellées à placentation pariétale et en particulier des Verbénacées.

Le pistil des Labiées est encore intéressant au point de vue de la course des faisceaux dans le réceptacle.

Je vais rappeler ce que nous en savons, grâce aux travaux récents de M. Henslow, de M. Grélot et de MM. Gillot et Parmentier.

M. Henslow, le premier, a émis l'opinion que l'étamine postérieure disparue est vasculairement représentée. Il dit du *Lamium album*: « Après avoir fourni les faisceaux de la corolle, le cylindre central devient pentagonal: le lobe postérieur représentant l'étamine disparue. » Que devient ce lobe postérieur? M. Henslow ne s'en inquiète pas, mais ses figures donnent à penser qu'il devient le faisceau carpellaire médian postérieur, dont l'origine ainsi se trouverait tout autre que celle de son congénère, le faisceau médian antérieur. Et cette singulière idée a été, en effet, développée par MM. Gillot et Parmentier. Ces auteurs étudiant également la fleur du *Lamium album* normal (à titre de comparaison avec un cas tératologique), après avoir décrit deux cercles de faisceaux, les sépalaires et les pétales,

s'expriment ainsi : « Vient ensuite le troisième cercle qui comprend également cinq faisceaux alternant avec ceux des pétales et conséquemment opposés aux faisceaux médians des sépales. Mais on sait qu'une étamine, la postérieure, ne se développe pas et voici pourquoi. Le faisceau qui lui était destiné, et qui est bien situé sur le même cercle que ses congénères, va devenir le faisceau médian de l'une des feuilles carpellaires. Peu à peu, il tendra à se rapprocher de l'axe floral et finalement se trouvera à la même distance de cet axe que l'autre faisceau carpellaire qui lui est diamétralement opposé et qui alterne avec les faisceaux staminaux les plus rapprochés. »

M. Grélot, dont les observations ont porté sur une douzaine d'espèces, n'a observé aucun rudiment vasculaire de la cinquième étamine. C'est à cet anatomiste que nous devons la description la plus détaillée de la course des faisceaux carpellaires. Il a découvert que les médians carpellaires sont indépendants et vers le bas se terminent librement dans le parenchyme. Parfois pourtant ils sont insérés normalement (*Salvia Horminum*, *Teucrium Chamædrys*). S'ils ont une partie descendante libre, ils sont ordinairement en relation avec les placentaires par un pont de liber (*Lavandula vera*, *Nepeta grandiflora*, *Ajuga reptans*) ; cette communication peut aussi manquer et alors ils sont complètement indépendants des placentaires (*Salvia pratensis*, *Stachys recta*, *Calamintha alpina*, *Mentha silvestris*) ; s'il y a une extrémité libre, il est rare qu'elle soit entourée de liber (*Salvia pratensis*), plus ordinairement elle consiste en un massif de grosses trachées. Bref, il y a là toute une série de curieuses variations.

On est surpris que M. Henslow ait laissé tout cela de côté, d'autant qu'on lui doit la découverte des massifs de grosses trachées, terminaisons libres des carpellaires dans la famille des Borraginées. Il les comparait à des mâcles.

Voici maintenant mes propres observations. Elles ont porté sur deux espèces : un *Lamium* et un *Phlomis*.

Considérons les coupes transversales successives suivantes de la fleur du *Lamium maculatum* (Fig. 9, I à VI).

A la base de la fleur, le cylindre central forme un anneau fermé pentagonal ; puis les sommets du pentagone proéminent et commencent à se détacher pour former les faisceaux sépalaires (Fig. 9, I et II).

Les sépalaires se détachent et se divisent de façon à doubler ou

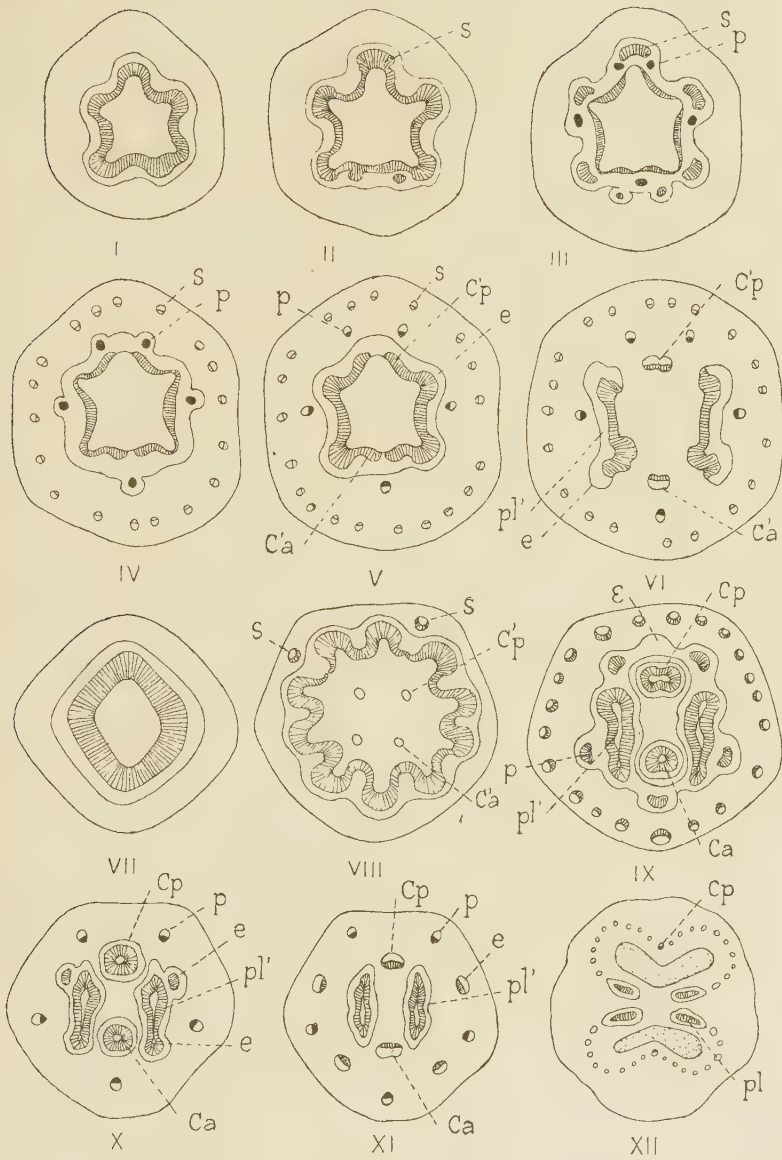


Fig. 9. — I à VI. *Lamium maculatum*; — VI à XII. *Phlomis fruticosa*. Coupes transversales successives dans le réceptacle floral; Ca faisceau carpellaire médian antérieur; Cp, faisceau carpellaire médian postérieur; ε trace de l'étamine postérieure. — Gr. 15.

tripler leur nombre primitif. En même temps les cinq faisceaux pétalaires commencent à se séparer. Le pentagone vasculaire restant présente des vaisseaux sur tout son pourtour, *sauf sur la ligne médiane* (Fig. 9, III et IV).

Les vaisseaux du pentagone se groupent symétriquement de part et d'autre du plan médian, et de chaque côté on distingue :

- 1° Un groupe antérieur $C'a$ et un groupe postérieur $C'p$;
- 2° Un groupe latéral pl' dont les deux extrémités renflées e occupent les sommets latéraux du pentagone (Fig. 9, V).

Le pentagone vasculaire se dissocie ; les deux groupes antérieurs $C'a$ confluent en Ca faisceau médian carpellaire antérieur ; les deux groupes postérieurs confluent de même en un faisceau médian carpellaire postérieur Cp . Les groupes latéraux $E + pl' + E$ se lobent plus profondément (Fig. 9, VI).

Un peu au-dessus enfin les groupes latéraux se dissocient chacun en deux faisceaux staminaux E et une portion centrale pl' qui aura encore à se diviser en deux pour constituer les deux faisceaux placentaires de chaque côté.

Tous les faisceaux dont il vient d'être question sont collatéraux.

D'après cela, s'il y avait une étamine postérieure chez les Labiées, elle serait au niveau V représentée par un faisceau occupant le sommet postérieur du pentagone vasculaire. Ce sommet est occupé par un parenchyme à petits éléments, à contenu protoplasmique dense qui est le tissu de remplissage de l'anneau vasculaire tout entier.

Le *Phlomis fruticosa* offre une marche des faisceaux assez différente.

Considérons encore les coupes transversales successives.

Dans le pédicelle floral, le système libéro-ligneux forme un anneau fermé losangique (Fig. 9, VII).

Le cylindre central se dilate ensuite fortement et forme une série de festons, les uns sortants surtout ligneux, les autres rentrants surtout libériens ; les festons sortants émettent les faisceaux sépalaires S . On voit apparaître dans la moelle quatre faisceaux $C'a$, $C'a$, $C'p$, $C'p$, *indépendants du système primitif* et dont l'extrémité inférieure, que rencontre la coupe, consiste encore uniquement en liber (Fig. 9, VIII).

Les faisceaux du calice sont séparés. L'anneau vasculaire restant forme un pentagone dont les sommets sont occupés par les faisceaux pétalaires P . Les côtés de ce pentagone présentent cinq saillies dont

la postérieure ϵ correspond à l'étamine postérieure. Cette saillie ϵ , qui peut être considérée comme le reste vasculaire de l'étamine absente, est exclusivement libérienne. Les côtés latéraux du pentagone forment une masse volumineuse, à structure concentrique, comprenant une moelle centrale et qui correspond aux faisceaux placentaires et aux étamines, $E + pl' + E$. Enfin, en avant et en arrière, on trouve dans la moelle deux gros faisceaux à structure concentrique C représentant même en leur centre une moelle, qui sont les deux médians carpellaires ; ils sont formés par la réunion des quatre faisceaux intérieurs $C'a$ et $C'p$ (Fig. 9, IX).

Tous les faisceaux se séparent ensuite et les faisceaux médians carpellaires se réduisent beaucoup comme dimensions et deviennent collatéraux ; comme chez le *Lamium*, les deux faisceaux placentaires primitifs se divisent de manière à donner les quatre faisceaux placentaires définitifs pl (Fig. 9, X à XII).

Ici, chez le *Phlomis*, la place de l'étamine postérieure est mieux marquée que chez le *Lamium* ; mais il est juste de dire que tous les faisceaux ont une forme plus accusée.

De plus, cela est un exemple à ajouter à ceux qu'avaient fait connaître nos prédécesseurs, en ce qui concerne la libre terminaison des médians carpellaires dans le parenchyme.

On voit ici mise en évidence une tendance assez générale chez les espèces à axe rudimentaire, c'est la sortie *prématurée*, si je puis dire, des faisceaux les plus centraux. Nous avons vu les médians carpellaires être déjà séparés, distincts au milieu de la moelle avant que les pétalaires et les staminaux ne soient devenus libres. Ici non seulement la dislocation du cylindre central est brusque, mais même elle n'a pas lieu dans l'ordre normal. Nous avons déjà vu le même fait chez les Borraginées.

Pour ce qui concerne l'étamine postérieure et ses rapports avec la nervation du carpelle postérieur, point qui est en dehors de mon sujet et que je n'ai eu à traiter qu'incidemment, je conclurai que :

1° L'étamine postérieure des Labiées a, quoique absente, sa place nettement marquée dans le plan vasculaire de la fleur ;

2° Le système vasculaire des carpelles est parfaitement symétrique par rapport au plan médian de la fleur. Il n'a aucun rapport avec le rudiment de l'étamine postérieure.

En résumé, les assertions de M. Henslow et de MM. Gillot et

Parmentier contiennent une part de vérité : il existe bien chez les Labiées le rudiment d'une étamine postérieure. Mais ce rudiment n'a rien de commun avec le faisceau carpellaire postérieur. Les deux faisceaux médians carpellaires sont semblables ; tous deux tirent leur origine de deux faisceaux primitifs situés à droite et à gauche du plan de symétrie. Les deux carpelles des Labiées sont donc homologues : l'assertion du contraire était surprenante.

5. VERBÉNACÉES ¹.

Chez *Clerodendron foetidum*, l'axe est fort peu développé. Le style non gynobasique a son orifice inférieur situé bien au-dessus du sommet de l'axe et l'ovaire est uniloculaire sur presque toute sa hauteur. Les placentas, pariétaux en conséquence, sont très développés, arrivent en contact vers le centre et ont leurs bords réfléchis vers l'intérieur (Pl. III, 15).

Il y a dans l'ovaire un tissu conducteur consistant de chaque côté en deux bandes verticales situées de part et d'autre du placenta.

Au point de vue vasculaire, on ne retrouve pas les particularités caractéristiques des Labiées.

La sortie des faisceaux a lieu dans l'ordre normal ; les faisceaux médians carpellaires ne sont pas terminés à leur base par ces massifs de trachées que M. Henslow appelle *mâcles*, ni par de gros faisceaux concentriques avec moelle ; enfin, la terminaison de ces faisceaux ayant lieu au niveau de dissociation des faisceaux staminaux, il me paraît difficile de la considérer comme libre.

D'après M. Grélot, le *Verbena paniculata* offrirait les mêmes dispositions vasculaires, sauf les terminaisons des médians carpellaires qu'il regarde comme franchement libres.

En somme, le pistil de ces deux Verbénacées est bien voisin de celui de l'*Ajuga*, précédemment étudié.

6. PLANTAGINACÉES ².

J'ai étudié les *Plantago major*, *Cynops* et *lanceolata* (Pl. III, 16).

L'ovaire est biloculaire sur toute sa hauteur (parfois triloculaire

¹ Briquet, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3.

² Payer, *Organog.*, pl. CXXVI.

Harms et Reiche, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 3 b.

chez *P. major*) ; l'axe forme une grosse masse supportée par un pied rétréci et que deux cloisons minces rattachent à la paroi.

Il y a un axe transitoire, qui se réduit, du reste, à un faisceau concentrique à bois interne.

Cet axe transitoire cesse à peu près à mi-hauteur de l'ovaire ; là il se dissocie en très grêles fascicules qui se portent immédiatement en dehors vers les ovules.

A mesure que les graines se développent, l'axe augmente beaucoup de volume dans sa partie moyenne. Au contraire, les cloisons demeurent minces et fragiles. A maturité, elles se rompent au moindre effort, simulant une placentation centrale libre, comme chez les Caryophyllées.

Ces diverses particularités impriment au pistil des Plantaginacées un caractère spécial.

V. — Rubiïnées.

I. RUBIACÉES¹.

Je n'ai étudié que trois espèces qui appartiennent à la tribu des Cofféoïdées, savoir : *Rubia tinctorum*, *Asperula arvensis*, *Sherardia arvensis*.

L'axe formant cloison entre les deux loges s'élève à peu près à mi-hauteur de l'ovaire. Le style presque gynobasique a son orifice inférieur reporté très bas, s'ouvrant immédiatement au-dessus du sommet de l'axe.

Chez les espèces étudiées il n'y a pas d'axe transitoire : la cloison est parcourue par deux faisceaux inverses, adossés par leur liber. Chacun de ces faisceaux passe tout entier dans le funicule correspondant. Quant à la nervation du style, elle est fournie tout entière par les médians carpellaires.

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXXIX.

Baillon, *Hist. des pl.*, VII.

Schumann, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenf.*, Theil IV, Abth. 4.

Van Tieghem, *Struct. du pistil*, pl. XV.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le voir chez d'autres pistils gynobasiques, le sommet de l'axe situé au fond d'une dépression en forme de fente antéro-postérieure est ici muni d'un épiderme transformé en tissu conducteur.

La nervation de la coupe réceptaculaire est formée par dix faisceaux à la base. Au niveau du fond des loges ovariennes s'en séparent les faisceaux carpellaires marginaux. La séparation des autres faisceaux (médians carpellaires, etc.) n'a lieu qu'au sommet de l'ovaire infère.

Le *Rogiera macrophylla* étudié par M. Van Tieghem diffère des espèces que j'ai examinées, d'abord par ses volumineux placentas multiovulés et ensuite par la possession d'un axe transitoire.

2. CAPRIFOLIACÉES¹.

Bien que les Caprifoliacées forment un groupe naturel, elles ont été souvent réunies aux familles voisines, soit aux Cornacées (Adanson, A.-L. de Jussieu), soit aux Rubiacées (Lindley, Baillon).

Leur division en tribus est assez diversement entendue.

Enfin, elles comprennent une espèce aberrante, l'*Adoxa Moschatellina*, qui, pour beaucoup d'auteurs, n'est ni une Caprifoliacée, ni même une Gamopétale.

Aussi me suis-je efforcé d'apporter une contribution à la systématique de cette famille, afin d'apprécier la valeur des coupes qui y ont été introduites et d'éclairer ses affinités avec les familles voisines.

¹ Payer, *Organog.*, pl. XXCVI, CXXVII, CXXVIII, CXXXIII (*Sambucus*, *Adoxa*, *Lonicera*, *Leycesteria*, *Symphoricarpos*).

Eichler, *Blüthend.*, I, p. 265.

Alex. Braun, *Ueber Adoxa*, Stzb. d. bot. Ver. f. Prov. Brandeb., 1875.

Drude, *Ueber die natürl. Verwandschaft von Adoxa und Chrysosplenium*, Bot. Ztg., 1879.

Morot, *Remarques sur la place de l'Adoxa Moschatellina dans la classification*, Journ. de Bot., 1888.

Henslow, *Vascular Systems* (*Lonicera*, *Leycesteria*).

Baillon, *Hist. des pl.*, VII; — *Recherches de l'organisation, etc... des Caprifoliacées*, Adansonia, I; — *Sur l'organisation des Adoxa*, Bull. Soc. linn., Paris, 1878.

Fritsch, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 4; 1891.

Vidal, *Sur la structure et le développement du pistil et du fruit des Caprifoliacées*, Ann. de l'Université de Grenoble, 4^e trimestre 1897.

J'ai pu étudier des représentants de 8 genres sur les 13 admis par Benthams et Hooker. Suivant leur classification très simple, je traiterai successivement des Lonicérées, puis des Sambucées.

A. Lonicérées.

Ce qui caractérise essentiellement le pistil des Lonicérées, c'est d'être complètement infère. Le style est long et plein, le stigmate est peu ou pas lobé.

L'axe a deux manières d'être assez tranchées :

I. — Chez les *Eulonicérées* (*Lonicera*, *Diervilla*, *Leycesteria*), l'axe demeure bas, de sorte que les loges ovariennes communiquent ; la placentation est, en conséquence, pariétale ou septale ; il y a un grand nombre d'ovules dans chaque loge.

II. — Chez les *Linnæées* (*Symphoricarpus*, *Linnæa*), l'axe est plus élevé, les loges ovariennes ne communiquent que dans leur partie supérieure ; ces loges sont de deux sortes : 1° les unes, à placentation pariétale ou septale, pluriovulées, sont semblables à celles des Eulonicérées ; 2° les autres, à placentation axile, uniovulées, sont semblables à celles des Eusambucées.

On voit que le développement plus ou moins grand de l'axe en hauteur peut servir, d'une part, à caractériser les deux sous-tribus des Lonicérées ; d'autre part, à les relier aux Sambucées. Tels sont les points que nous allons exposer.

Effectuons des coupes transversales successives dans le *Lonicera Periclymenum*.

Immédiatement à la base de la fleur, on trouve six à huit faisceaux rangés en cercle ; il s'en détache trois faisceaux placentaires inverses et les trois loges apparaissent (Fig. 10, I).

Un peu plus haut, les loges sont volumineuses et montrent la partie descendante des placentas ; les faisceaux pariétaux vont se multipliant jusqu'à atteindre le nombre de dix (Fig. 10, II et III).

Puis l'axe s'éteint : les bords des carpelles restent réfléchis vers le centre, affrontés sur une large surface. Les ovules s'insèrent à partir de ce niveau jusqu'au sommet de l'ovaire. La placentation est donc septale angulaire (Fig. 10, III).

Plus haut, les bords des carpelles demeurent constamment affrontés, mais sur une surface de plus en plus réduite (Fig. 10, IV-IX).

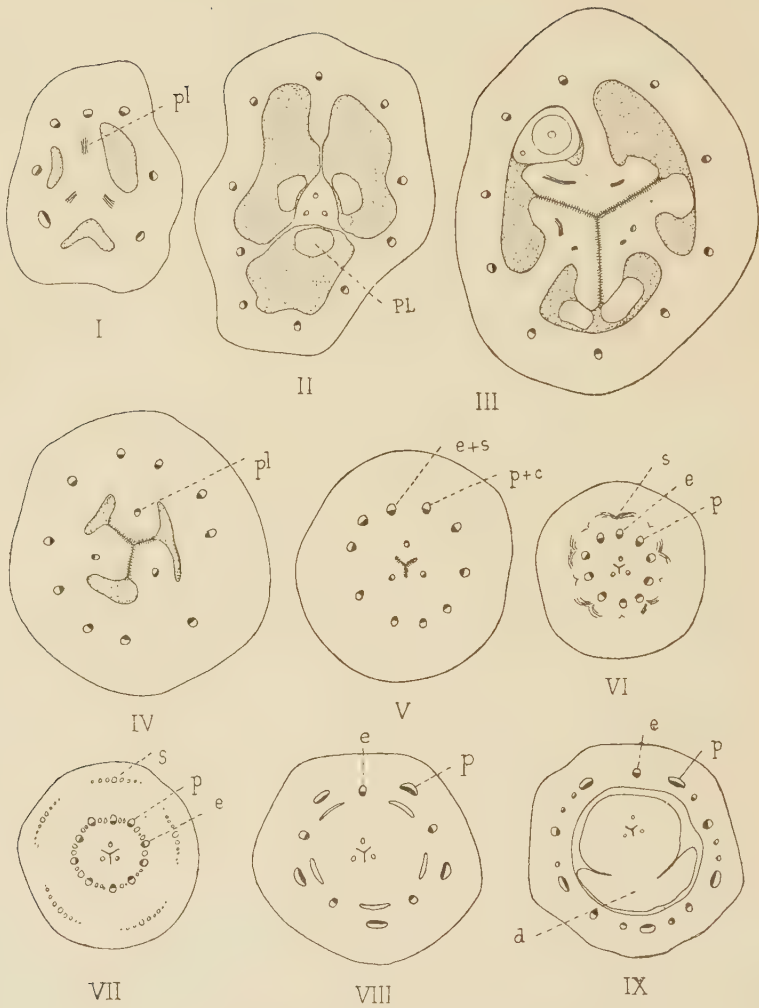


Fig. 10. — *Lonicera Periclymenum*. — Coupes transversales successives de la fleur.
— Mêmes lettres que précédemment. — Gr. 20.

C'est cette surface épidermique offrant une section triangulaire qui constitue le tissu conducteur du style.

Les faisceaux placentaires se prolongent dans le style. En dehors de ces faisceaux, le système libéro-ligneux propre des carpelles est absolument insignifiant. Il consiste en un grand nombre de fascicules

qui se détachent des dix gros faisceaux pariétaux au moment où ceux-ci vont passer dans les pièces florales externes.

D'abord les dix faisceaux pariétaux se dédoublent tangentiellement pour donner des sépalaires médians et marginaux (Fig. 10, VI). Puis les faisceaux restants se divisent à leur tour, donnant un anneau formé de dix gros faisceaux (pétalaires et staminaux) et d'un grand nombre de tout petits faisceaux carpellaires ; ces derniers se dirigent dans le toit de l'ovaire où ils s'évanouissent sans pénétrer dans le style (Fig. 10, V-VIII). On remarque à la base du style un mamelon nectarifère antérieur.

Chez le *Leycesteria formosa*, l'ovaire est formé de cinq loges qui communiquent d'une façon plus effective, car, dans la partie supérieure, les cloisons n'adhèrent pas entre elles d'une façon aussi complète que dans le Chèvrefeuille ; le sommet de l'axe s'élève un peu plus haut. Le système libéro-ligneux des carpelles est aussi insignifiant.

Chez le *Diervilla* (*Weigelia*) *japonica*, il n'y a que deux loges entièrement pareilles à celles du *Lonicera* (Fig. 11, I-VII). Le sommet de l'axe est tout à fait avorté : il ne forme qu'une simple saillie au fond de la cavité ovarienne.

La section de la paroi ovarienne est pentagonale et renferme dix faisceaux. Les faisceaux qui occupent les sommets du pentagone se divisent en : 1° un faisceau externe sépalare ; 2° un faisceau interne carpellaire (qui se subdivise immédiatement à plusieurs reprises) ; 3° deux faisceaux latéraux dont chacun se fusionne avec un congénère pour donner un faisceau staminal. Quant aux cinq autres faisceaux, ils se rendent immédiatement aux pétales.

Il existe cinq tubercules nectarifères épipétales, à la base du style ; l'antérieur est plus volumineux et inséré plus haut que les autres ; de plus, il est concrescent avec le pétale d'où il tire une assez riche vascularisation (Fig. 11, VI-VII).

La nervation propre des carpelles des Lonicérées avait échappé jusqu'ici aux observateurs ¹.

¹ Henslow, *op. cit.*, et Maly, *Untersuchungen über Verwachsungen und Spaltungen von Blumenblättern*, Stzb. d. Wiener Akad. Avril 1896 ; ce dernier travail est consacré uniquement aux variations présentées par le système libéro-ligneux floral du *Weigelia rosea*, mais l'auteur n'a traité qu'incidemment de la course des faisceaux dans la région infère de l'ovaire.

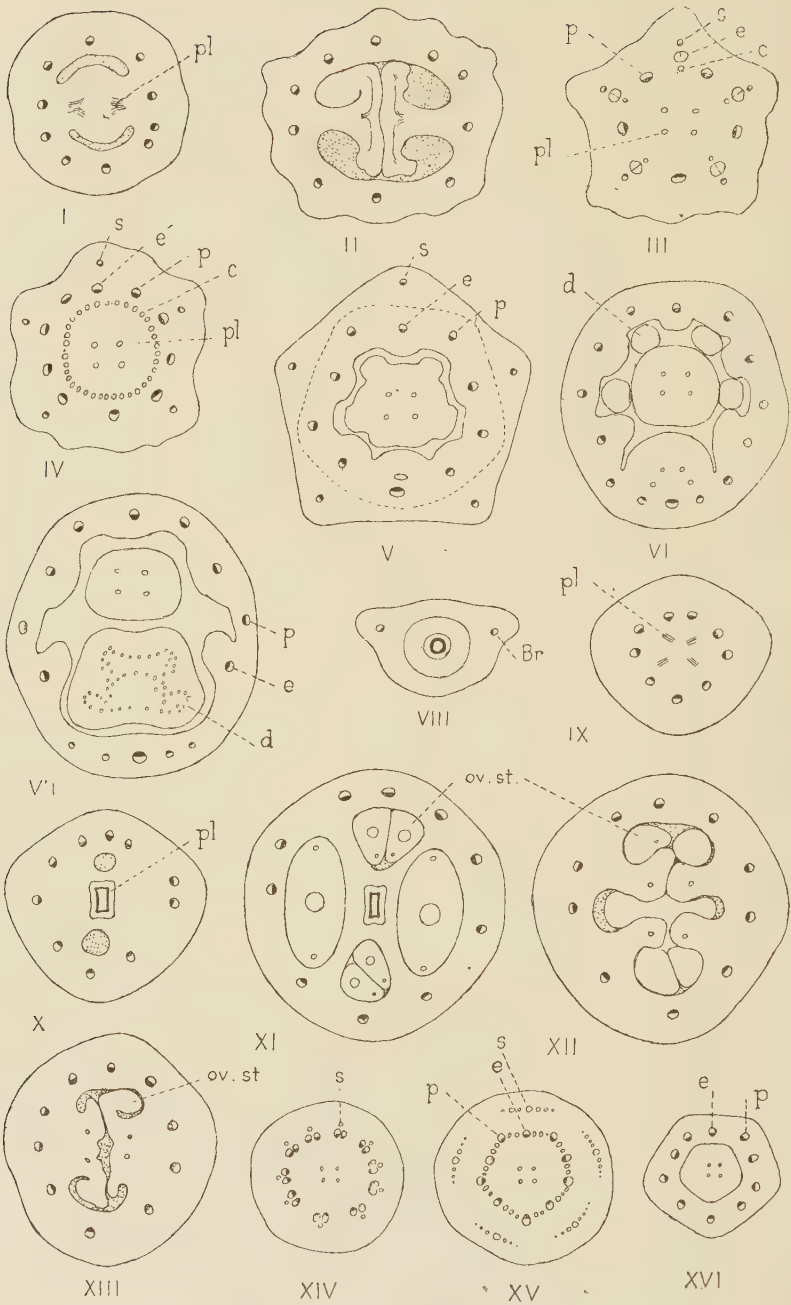


Fig. 11. — I à VII. *Weigelia japonica*. — Coupes transversales successives de la fleur. — VIII à XVI. *Symphoricarpos racemosa*, idem. — Mêmes lettres que précédemment. — Gr. 20.

Nous avons dit que certaines loges des Linnæées sont entièrement pareilles à celles des Eulonicérées. Considérons, en effet, la partie supérieure d'une coupe transversale épaisse prise dans le haut de l'ovaire du *Symphoricarpus racemosa* (Fig. 11, XIII); à ce niveau, les quatre loges communiquent; de plus, on ne trouve d'insertion d'ovules que dans les loges pluriovulées (les médianes); la partie inférieure de la même coupe rencontre le sommet de l'axe et montre que l'insertion des ovules solitaires est centrale angulaire, c'est-à-dire appartient au type axile. Les coupes faites plus bas ne rencontrent que le fond des loges, mais pas d'insertions d'ovules; les coupes faites plus haut montrent avec celles de l'ovaire du Chèvrefeuille une identité sur laquelle il n'est pas nécessaire d'insister (Fig. 11, XIII-XVI).

Les coupes transversales mettent, on le voit, en évidence les caractères distinctifs du pistil des Chèvrefeuilles. Il en est un qui nous intéresse plus particulièrement: c'est l'avortement du sommet de l'axe. Poursuivons-en l'étude par l'organogénie.

L'inflorescence du *Lonicera Periclymenum* est formée de cymes bipares disposées en capitules. J'ai figuré la section longitudinale d'une très jeune cyme (Pl. III, 17 et 18). Le sommet végétatif présente l'ébauche des trois fleurs, la terminale et les deux latérales; au-dessous, les bractées mères de ces dernières, Br. D'après M. Warming (*Ramification des Phanérogames*), contrairement à ce qui a lieu pour les bourgeons végétatifs, les bourgeons floraux présentent une avance sur leurs bractées mères. Ici, il y a à peu près simultanéité (Cf. aussi Payer, pl. CXXVII, 7).

La formation du calice débute par un bourrelet continu qui résulte de l'élévation et de la dilatation des bords du plateau réceptaculaire; puis des mamelons distincts, ébauches des sépales, apparaissent sur ce bourrelet calicinal. C'est de la même manière qu'un deuxième bourrelet concentrique au premier donne naissance à la corolle. De très bonne heure on peut reconnaître les mamelons des pièces florales sur des sections longitudinales, à la hauteur inégale du bourrelet à droite et à gauche de la section.

Ce mode de développement des pièces florales, d'abord par des bourrelets continus, ensuite par des mamelons distincts, est très général et peut-être commun à tous les périanthes gamophylles.

Quelle est la valeur morphologique de ces bourrelets? La fig. 12 du texte, qui représente la formation d'un bourrelet calicinal, a pour

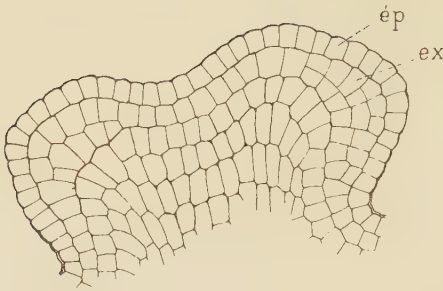


Fig. 12. — *Lonicera Periclymenum*. — Section longitudinale d'une très jeune fleur pour montrer la formation du calice; ép. épiderme; ex. exoderme. — Gr. 300.

but de montrer que la genèse en a lieu dans les tissus peu profonds. Les cloisonnements sont visiblement très actifs dans les premières assises sous-épidermiques et principalement dans la première. Or, cette origine superficielle est un des caractères des formations appendiculaires. L'opinion a été émise pourtant que ces bourrelets appartiennent encore

à la tige et qu'ils constituent simplement une dilatation du réceptacle ¹. Je n'en crois rien, car la formation de la coupe réceptaculaire procède de cloisonnements transversaux qui s'effectuent plus profondément et à la fois sur toute la hauteur de la coupe.

Bientôt, en effet, le centre du plateau réceptaculaire se trouve déprimé (Pl. III, 21-22); l'élévation des bords est due à la fois à des cloisonnements effectués, comme nous venons de le dire, sur toute la hauteur de la partie infère et à une croissance intercalaire des cellules qui, d'abord isodiamétrales, s'allongent verticalement.

L'ovaire est d'abord largement ouvert et tout à fait uniloculaire. Puis les cloisons s'avancent vers le centre, divisant la cavité ovarienne en trois loges, et bientôt la communication entre les trois loges est purement virtuelle.

Il y a une partie de l'ovaire qui est réellement triloculaire, c'est la partie basilaire, celle qui se trouve au-dessus du sommet de l'axe. Bien que celui-ci soit très peu développé, son sommet n'occupe cependant pas l'extrême fond de l'ovaire. C'est ce que nous savions déjà par les coupes transversales de la fleur adulte : la figure 22 de la planche III le montre sur un ovaire encore librement ouvert vers

¹ La nature caulinaire de ces formations a été soutenue par les organogénistes et par les anatomistes Pfeffer, Reuther et Barcianu. Leur origine superficielle ne leur avait pourtant pas échappé : voyez notamment les planches XIX et XX du beau mémoire de Pfeffer sur les Primulacées.

l'extérieur. Les phénomènes ultérieurs consistent dans le développement du style et l'apparition des ovules.

Ce qui caractérise ce pistil, c'est l'arrêt presque complet du développement au sommet et la concentration de l'activité sur les bords. L'ovaire est très complètement infère : la portion libre des carpelles se réduit au style, aussi leur système libéro-ligneux est presque nul. Aussi, contrairement à la règle, les faisceaux médians carpellaires ne se prolongent pas dans le style, et le système vasculaire de celui-ci est réduit aux marginaux.

Faut-il considérer comme un réceptacle toute la portion de la coupe réceptaculaire située au-dessous du point de départ des faisceaux des différents verticilles floraux ? Ce serait alors une portion de l'axe qui s'étendrait depuis la séparation des faisceaux placentaires au fond de la coupe réceptaculaire jusqu'à celle des faisceaux carpellaires qui parcourent la partie supérieure de la paroi ovarienne. Je suis bien disposé à le croire, car en particulier, dans cet exemple, il m'est impossible d'hésiter sur la nature caulinaires de l'ovaire infère. Comme presque tous ceux qui ont étudié cette question, j'estime que l'ovaire infère n'est que le réceptacle floral primitif invaginé.

B. Sambucées.

Considérons les coupes transversales successives de la fleur du *Sambucus nigra*¹.

Les trois loges sont séparées dans toute la portion infère de l'ovaire ; ce n'est qu'au niveau du plan horizontal passant par l'insertion du calice et de la corolle que nous rencontrons le sommet de l'axe. A ce niveau, les trois loges communiquent largement, les bords des carpelles ne s'affrontent que plus haut, dans le style. Les ovules sont solitaires et axiles. Avant de passer dans les pièces florales externes, les faisceaux pariétaux émettent tout un système de faisceaux carpellaires qui se prolongent jusque dans le style.

Donc ici : 1^o la columelle axile s'élève plus haut que chez les Loni-

¹ Ces coupes sont figurées dans ma note *Sur le développement, etc... des Caprifoliacées*, citée plus haut.

cérées et porte les ovules ; 2° l'ovaire n'est infère qu'à demi et possède un système vasculaire propre bien développé.

Il est intéressant de comparer le développement de l'ovaire semi-infère du Sureau à celui de l'ovaire infère du Chèvrefeuille.

Le pédicelle floral est au début cylindrique, à sommet légèrement bombé. On n'y distingue que l'épiderme et un tissu homogène, où j'ai cherché en vain une limite précise entre l'écorce et le cylindre central. (D'après Hanstein, la tige du *Sambucus* et du *Viburnum* croît par trois initiales superposées ; d'après Douliot, ces trois initiales superposées sont contiguës, de sorte que l'écorce est simple au sommet.)

Après avoir acquis une certaine longueur, le pédicelle se renfle au sommet, ses bords se dilatent et son centre se déprime. Le plateau ainsi formé peut, dès lors, être appelé le réceptacle. Comme dans le *Lonicera*, le développement des sépales et pétales débute par des bourrelets d'origine principalement sous-épidermique.

Les cellules du massif central laissent reconnaître un arrangement assez régulier en files longitudinales ; de très bonne heure, des cordons procambiaux y apparaissent séparés de l'exoderme par deux ou trois assises.

Le réceptacle prend ici une forme tout à fait épatée : c'est un plateau large et bas (Pl. IV, 1-5). L'épatement se produit par l'actif cloisonnement des cellules qui occupent le centre du plateau : d'où un élargissement de la moelle, et une divergence des faisceaux dès leur entrée dans le réceptacle.

La cavité ovarienne débute par trois trous distincts creusés dans le réceptacle ; une coupe longitudinale axile n'en rencontre naturellement qu'un seul (Pl. IV, 4), de sorte qu'on a une surface à peu près plate, présentant une excavation sur le côté. Sur le bord externe de l'excavation s'élève le sommet de chaque mamelon carpellaire qui, marchant à la rencontre de ses congénères, finit par délimiter un puits ovarien triangulaire, dont la margelle a une hauteur inégale : les trois arêtes sont plus élevées et correspondent aux sommets des feuilles carpellaires. Les figures qu'en a données Payer laissent à désirer : il représente la margelle du puits comme ayant partout la même hauteur.

Il n'y a qu'un ovule dans chaque loge. Tout d'abord franchement orienté vers l'extérieur et ayant son raphé externe, il tourne sur lui-

même de 90°, de manière à amener son raphé à être latéral. Baillon a signalé cette torsion remarquable. Elle se rencontre non seulement chez les Caprifoliacées, mais aussi chez les familles voisines : Valérianées et Dipsacées.

Le Sureau était pour Payer un des meilleurs exemples de l'origine axile des ovules. L'orientation des faisceaux placentaires ne s'opposerait pas, après tout, à cette manière de voir. En effet, chez le *Lonicera*, le *Leycesteria* ou le *Weigelia*, ils sont nettement inverses, très écartés et bientôt complètement séparés par la cessation de l'axe. Tandis qu'ici, chez le *Sambucus*, l'axe s'élève jusqu'au sommet de la cavité ovarienne et les faisceaux placentaires qui le parcourent demeurent voisins. Chez le *Sambucus nigra*, leur orientation est généralement indéterminable, parce qu'ils sont concentriques, mais chez le *Sambucus Ebulus* et le *Sambucus racemosa*, je les ai vus très rapprochés, confluent en un anneau continu à orientation directe et enserrant une petite moelle qui continue celle du pédicelle floral.

Le pistil de l'*Adoxa Moschatellina* ressemble beaucoup à celui du *Sambucus*. Il possède cinq loges, entièrement séparées, uniovulées, à placentation axile. L'ovule est de même inséré sur le côté du sommet de l'axe ; il est conformé et orienté comme celui du Sureau¹. La différence la plus sensible réside dans la forme du style, qui est très développé, à branches stigmatiques épipétales divisées et divergentes. Le sommet de l'axe affleure exactement au niveau de la séparation des pièces florales externes (Pl. IV, 7).

Chez le *Viburnum*, le pistil présente un grand intérêt, parce qu'il offre, par suite d'avortements, une grande ressemblance avec celui des Gamopétales supérieures (Valérianées, Dipsacées).

Faisons des coupes transversales dans une fleur de *Viburnum Lantana* (Fig. 13).

La section faite vers la base de la fleur est très comprimée, elle rencontre seulement le fond d'une grande loge fertile. Ce fond est

¹ L'ovule de l'*Adoxa* est, comme celui des autres Caprifoliacées, anatrope, suspendu, à micropyle supérieur, à raphé interne déplacé latéralement ; il est, pour employer les nouvelles dénominations imaginées par M. Van Tieghem (*Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification*, Journ. de Bot., 1898), « ténuinucellé unitegminé », et enfin son épais tégument unique possède l'assise épithéliale si caractéristique de l'ovule des Gamopétales.

encore vide, l'ovule ne le remplissant que plus tard. On remarque cinq gros faisceaux pariétaux qui se rendent aux pièces externes et un gros faisceau placentaire concentrique, à xylème central, situé entre les précédents et la loge, et dont la plus grande partie du bois est opposée à la loge. En outre, il existe un système de petits faisceaux propres aux carpelles situés en dedans des cinq faisceaux pariétaux et dont la différenciation est plus tardive (Fig. 13, I).

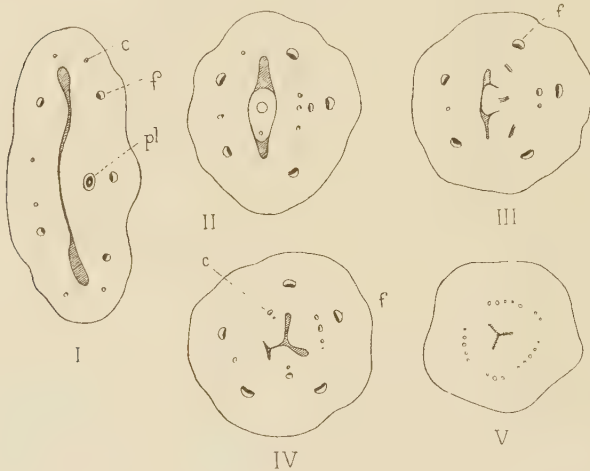


Fig. 13. — *Viburnum Lantana*. I à V. — Coupes transversales successives de la fleur; *f* faisceaux communs aux sépales, pétales et étamines; *c* faisceaux carpellaires; *pl* faisceaux placentaires. — Gr. 20.

Plus haut, la section devient circulaire et on rencontre l'ovule fertile. Le gros faisceau placentaire se fragmente (Fig. 13, II-III). L'insertion de l'ovule est axile.

Plus haut encore, nous cessons de rencontrer l'axe, la cavité ovarienne est in-

complètement divisée en trois loges : l'une fertile, dont nous coupons la partie supérieure vide, et les deux autres stériles, renfermant chacune plusieurs ovules atrophies, dont la placentation est pariétale (Fig. 13, III et pl. IV, 8). Enfin, après la séparation des sépales, pétales et étamines, la cavité ovarienne se réduit à une fente triangulaire ; un cercle de fascicules (les uns provenant de la paroi de la coupe réceptaculaire et les autres continuant les placentaires) se prolonge dans le style.

Les deux loges stériles du *Viburnum Lantana* sont décrites partout comme uniovulées, c'est-à-dire pareilles à sa loge fertile. Le fait qu'elles sont, au contraire, pluriovulées est intéressant, car il permet de dire que chez la Viorne comme chez la Symphorine ce sont les

mêmes loges qui sont frappées de stérilité, à savoir celles qui sont pluriovulées et à placentation pariétale. On peut remarquer aussi que dans les deux cas, ce sont les loges infertiles qui sont situées le plus haut.

En résumé, les Sambucées diffèrent des Lonicérées par leur columelle axile plus élevée et leur placentation axile ; elles sont aussi moins inférovariées. Chez les Eusambucées (*Sambucus* et *Adoxa*), les loges sont uniovulées et dans les Viburnées (g. unique *Viburnum*), il en est de deux sortes, tout comme chez les Linnæées.

Structure histologique du péricarpe.

La dualité qui divise les Caprifoliacées en deux tribus, chacune subdivisible en deux sous-tribus, dont l'une reproduit en partie les caractères de l'autre, cette dualité, dis-je, est confirmée par la structure histologique de leur péricarpe. C'est par cette partie que nous allons terminer notre étude de cette famille.

Les Eulonicérées ont des baies, les Eusambucées des drupes. On peut s'attendre à trouver des caractères mixtes chez les Linnæées et les Viburnées, et c'est ce qui a lieu en effet.

Le fruit du *Lonicera Periclymenum* est une baie polysperme où l'on peut distinguer :

1° Une *peau* (épiderme, exoderme collenchymateux) ;

2° Une *chair* divisée en deux zones, sans limites précises, dont la plus interne est pulpeuse. La pulpe est la partie du péricarpe qui se développe la dernière ; son épaisseur est très inégale en ses différents points, car elle se moule sur les graines. L'épiderme interne, l'exoderme interne et les 3-4 assises sous-jacentes lui donnent naissance par des cloisonnements dans tous les sens ; il en résulte de fausses cloisons, très irrégulières, qui s'insinuent entre les graines, remplissant tous les interstices.

La drupe du *Sambucus nigra* est formée presque exclusivement par l'hypertrophie de la région infère de l'ovaire et elle est coiffée par un petit cône formé par le style et la portion supère de l'ovaire. On y peut distinguer :

1° Une *peau* (épiderme, exoderme collenchymateux) ;

2° Une *chair* formée de sept ou huit assises dont la plus interne

formée de cellules très volumineuses et qui s'accroissent subitement au moment de la maturité ;

3° Les trois *noyaux*.

La paroi des noyaux est formée de trois couches de cellules scléreuses, savoir :

1° Une couche interne de fibres équatoriales épidermiques engrenées et en apparence stratifiées par places sur deux ou trois rangs ;

2° Une couche moyenne de fibres méridiennes exodermiques disposées comme les précédentes ;

3° Une couche de cellules prismatiques, allongées en palissades selon le rayon (ces palissades sont beaucoup plus hautes chez le *Sambucus Ebulus* et chez le *S. racemosa*).

C'est bien avant l'anthèse qu'il faut remonter pour trouver l'origine de ces différents tissus du noyau du Sureau. Ils dérivent de trois assises : l'épiderme interne, l'exoderme et l'assise sous-exodermique.

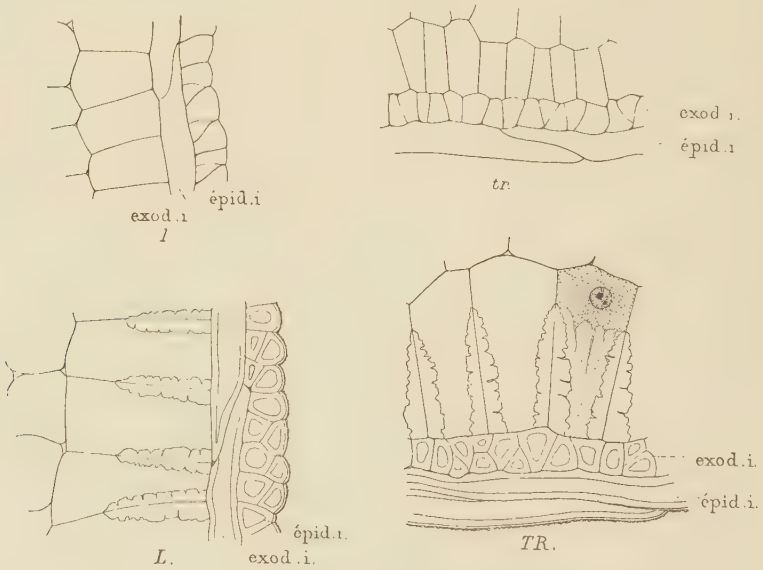


Fig. 14. — *Sambucus nigra*. Développement du noyau ; *l* et *tr* coupe longitudinale et coupe transversale du noyau au moment de la floraison ; *L* et *TR* mêmes coupes à un stade ultérieur ; *épid. i.* épiderme interne ; *exod. i.* exoderme interne. — Gr. 300.

L'épiderme interne ne se divise que dans le sens transversal, aussi

forme-t-il de longues cellules étendues équatorialement. Ces cellules s'enfoncent les unes entre les autres, en coins, d'où l'apparence d'une stratification (Fig. 14).

L'exoderme interne se comporte exactement de même, mais ses cellules sont allongées dans une direction perpendiculaire ; de telle sorte que *la coupe transversale de l'une de ces assises est semblable à la coupe longitudinale de l'autre*.

L'assise sous-exodermique donne la couche prismatique. La sclérose en est intéressante : elle consiste en épaississements en forme de crêtes ou d'arêtes qui se forment uniquement sur les parois latérales ; ils débutent sur la face interne de cette paroi, puis s'étendent vers l'intérieur ; ces arêtes grandissant s'avancent vers le centre de la cellule, confluent et refoulent le protoplasma et le noyau vers la partie externe où ils finissent par disparaître après que l'achèvement de la sclérose a réduit la cavité cellulaire à une étroite lumière étoilée à canalicules ramifiés : la paroi externe ne s'épaissit jamais.

L'histogénèse de la drupe du *Sambucus nigra* a été décrite par M. Lampe et par M. Garcin¹. Si j'ai insisté sur la constitution du noyau, d'ailleurs si curieuse, c'est que je ne suis pas d'accord avec eux. Ils signalent la stratification de l'exoderme et l'attribuent à des cloisonnements tangentiels : ils ne parlent de rien de pareil pour l'épiderme. Il est très probable qu'ils n'avaient fait que des coupes transversales : ces coupes-là donnent un épiderme simple à cellules engrenées et un exoderme stratifié ; s'ils avaient fait des coupes longitudinales, ils auraient vu l'inverse : un épiderme stratifié et un exoderme simple à cellules engrenées. Ces apparences sont inconciliables avec une division tangentielle et ne s'expliquent que grâce aux chevauchements que j'ai décrits. La similitude de l'épiderme et de l'exoderme et leur disposition en équerre, traits caractéristiques de ce noyau, avaient donc échappé à ces anatomistes. Ils avaient passé sous silence le mode de sclérose pourtant remarquable de la couche palissadique du noyau.

¹ Lampe, *Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung saftiger Früchte*, Diss. inaug., Halle, 1884.

Garcin, *Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus*, Ann. sc. nat., 7^e série, XII.

Le fruit de l'*Adoxa Moschatellina* est une drupe surbaissée, verte, translucide ; les sépales persistants sont insérés à mi-hauteur.

Les noyaux ont une paroi si mince et si délicate qu'elle peut être étudiée au microscope par transparence. Cette paroi comprend, comme chez le Sureau, trois couches, savoir :

1° L'épiderme interne formé de fibres scléreuses équatoriales, présentant une pseudo-stratification ;

2° L'exoderme interne semblable à l'assise précédente et disposé en équerre avec elle, c'est-à-dire en fibres méridiennes ;

3° L'assise sous-exodermique formée de cellules isodiamétrales, munies sur toutes leurs faces d'épaississements en forme de courtes dents très nombreuses ; ces épaississements rappellent assez l'état jeune des bandes d'épaississements de la même assise chez le Sureau.

Les dimensions de tous ces éléments sont très faibles et la sclérose peu prononcée ; l'épaisseur totale de la paroi du noyau n'est que de 0,04 à 0,06 millimètres.

Comme chez le Sureau, c'est au moment de la floraison que se produisent les chevauchements qui donnent aux deux assises internes du noyau leur pseudo-stratification caractéristique.

J'ajouterai que, d'après Payer, le développement de l'*Adoxa* est tout à fait semblable à celui du Sureau. Il en fut si frappé qu'il estimait qu'il fallait, au lieu de le laisser dans les Araliacées, comme on le faisait généralement alors, en faire le type unique d'une famille spéciale qui, dit-il, « a beaucoup moins d'affinité avec les Araliacées qu'avec les Sambucinées ».

On a placé l'*Adoxa Moschatellina* un peu partout dans la classification : parmi les Caprifoliacées, les Araliacées, les Saxifragacées et même les Apétales. Son monographe, M. Fritsch, penche visiblement pour cette dernière manière de voir, qui tend à prévaloir¹ et ne repose pourtant que sur une interprétation toute théorique d'Eichler. M. Engler², dans une note de quelques lignes, a expliqué qu'il la

¹ M. Van Tieghem vient de l'adopter dans sa nouvelle classification des Phanérogames (*Sur les Phanérogames sans graines formant la division des Inséminées*, Bull. Soc. bot. Fr., 1897).

² Engler, *Nachtrag zu den Adoxaceen*, in Engler et Prantl, *loc. cit.*, p. 190.

considère comme erronée et que c'est sur son intervention que la monographie des Adoxacées, dont s'était chargé M. Fritsch, a été dans son grand ouvrage placée entre celle des Caprifoliacées et celle des Valérianiacées. Eichler, du reste, père de l'apétalie de l'*Adoxa* (qui pour lui était une *asépalie*), avait été frappé lui-même de la ressemblance avec le *Sambucus* et après avoir exposé sa singulière théorie, il concluait, tout compte fait, à une étroite parenté entre les deux genres. Plus tard enfin il y renonça, disant avoir été trompé par une anomalie, car il n'avait pu revoir les mêmes faits ¹.

En faisant connaître la structure de son noyau, j'ai voulu, par un fait de plus, montrer combien sont étroites les affinités de l'*Adoxa* avec les autres Caprifoliacées et combien malheureuses les tentatives faites pour l'en éloigner.

Le fruit du *Viburnum Lantana* est une drupe monosperme, comprimée perpendiculairement à l'axe de la loge fertile, mais moins cependant que ne l'est l'ovaire au moment de la floraison. Le noyau est formé de deux zones : une couche interne de fibres équatoriales épidermiques et une couche externe formée par trois à cinq assises de cellules scléreuses isodiamétrales.

La sclérose du noyau n'a rien de remarquable : elle est uniforme sur toutes les parois, les canalicules sont très apparents. Les cellules exodermiques sont parfois allongées en fibres parallèles à celles de l'épiderme.

La fleur est déjà ébauchée à l'automne. Pendant le repos hivernal, la paroi de l'ovaire ne diffère, comme nombre d'assises, de ce qu'elle sera au moment de la floraison que par 2-3 assises en moins, et c'est au moment de l'éclosion du bouton floral que l'assise sous-exodermique interne se cloisonne pour les fournir. Ces assises, les dernières formées, contribuent à l'édification du noyau ; par leur origine, elles sont homologues de l'assise palissadique du noyau du *Sambucus* ou de l'assise à arêtes microscopiques de l'*Adoxa*, ou encore, comme nous allons le voir, de la couche des fibres du *Symphoricarpos*.

Les autres *Viburnum* que j'ai étudiés (*Viburnum Opulus*, *V. ace-*

¹ Cette note rectificative qui paraît avoir passé inaperçue est perdue dans une longue liste d'Addenda et Corrigenda insérée au commencement du tome II du *Blüthendiagramme* (p. XII).

rifolium, *V. Tinus*) ne m'ont présenté comme particularité que la présence de poils sur l'épiderme intraovarien du *Viburnum Tinus*. Ces poils sont unicellulaires, rameux, sclérifiés comme l'épiderme qui les porte et tout à fait semblables à ceux qui existent sur les autres organes des *Viburnum*. Le fait de poils intraovariens est assez rare chez les fruits charnus. Cet exemple, à ma connaissance du moins, n'était pas signalé.

Le *Symphoricarpus racemosa* a ses « loges de Chèvrefeuille » entourées par un parenchyme entièrement charnu et ses « loges de Sureau » par un parenchyme scléreux.

Comme son étude a déjà fait l'objet de descriptions détaillées dues à M. Garcin¹ et à M. Brandza², je vais me contenter d'indiquer les points sur lesquels mes observations apportent quelques faits nouveaux :

A. *Loges stériles*. — Elles sont parfois divisées en deux par une fausse cloison : chaque demi-loge renferme alors une seule rangée d'ovules. — Il existe souvent un rudiment de noyau sur le côté externe de la loge : il consiste en une bande de cellules sclérifiées qui appartiennent à l'exoderme interne et aux assises sous-jacentes ; l'épiderme n'est que très peu ou pas du tout atteint par cette sclérose. Je n'ai jamais vu cette sclérose s'accompagner de cloisonnements donnant un massif cellulaire analogue à celui qui borde les loges fertiles.

B. *Loges fertiles*. — L'épiderme interne se cloisonne de la même façon que celui du *Sambucus*, de façon à simuler une stratification ; seulement ici le processus dure plus longtemps et le massif qui en résulte est plus puissant. — La couche à cristaux (exoderme interne) est simple en quelques points seulement, dans la majeure partie de son étendue elle est dédoublée ; ses cellules sont isodiamétrales ou un peu allongées en fibres courtes disposées en plages diversement orientées. — Les fibres externes du noyau dérivent de trois assises primitives qui, lorsqu'elles sont encore indivises, ont leurs cellules

¹ Garcin, *op. cit.*, p. 344 et pl. XXVI.

² Brandza, *Développement des téguments de la graine*, thèse de doctorat, Paris, 1891.

identiques comme forme et comme dimensions à celles des autres assises de la paroi ovarienne.

« Les *Symphoricarpus*, a dit Payer, qui ont, d'une part, deux loges uniovulées tout à fait semblables à celles des *Sambucus* et, d'autre part, deux loges pluriovulées tout à fait semblables à celles des *Lonicera* servent de transition entre les *Sambucus* et les *Lonicera*. »

Payer n'avait en vue que l'organisation florale ; la ressemblance entre la Symphorine et le Sureau devient plus frappante encore si on considère que leur fruit est une drupe dont les noyaux ne sont pas sans analogie, étant constitués par trois couches distinctes qui sont :

1° Un épiderme stratifié de la même façon, formé par des fibres équatoriales engrenées ;

2° Un exoderme ;

3° Une zone externe, différente, il est vrai, dans les deux cas.

Résumé.

Il existe dans la famille des Caprifoliacée deux types de pistil : celui du *Lonicera* et celui du *Sambucus*.

Dès la fleur, la différence est manifeste : les deux cavités ovariennes ne sont point homologues. Pour employer le langage imagé de Payer, les loges d'un Chèvrefeuille sont délimitées par les « cloisons placentaires qui, partant des parois, se réunissent au centre », celles d'un Sureau sont des « trous creusés dans le réceptacle ». La placentation est, en conséquence, *septale* chez le Chèvrefeuille et *axile* chez le Sureau. En somme, dans le premier cas il y a eu avortement, et dans le second cas élongation du sommet de l'axe.

A mesure que le fruit mûrit, des différences histologiques apparaissent : les graines nombreuses du Chèvrefeuille demeurent nues dans une chair pulpeuse, les graines solitaires du Sureau s'entourent d'un noyau.

A côté des Eulonicérées et des Eusambucées, expressions parfaites des deux types de la famille, nous avons trouvé des types de transition : le *Viburnum*, le *Symphoricarpus*, dont certains carpelles réalisent le premier type et les autres le second.

On peut résumer ce qui précède dans le tableau suivant :

I. **Lonicérées** : ovaire complètement infère : style long, oblitéré ;

stigmate entier ou presque entier ; axe peu développé, placentation pariétale, septale, ou centrale angulaire.

1. *Eulonicérées*, loges pluriovulées ; baie ou capsule.

2. *Linnæées*, loges de deux sortes : les unes uniovulées fertiles, les autres pluriovulées stériles ; drupe.

II. **Sambucées** : ovaire incomplètement infère ; style court, canal styloïde large ; stigmate lobé ; axe très développé ; placentation axile ; drupe.

1. *Eusambucées* (2 genres : *Sambucus*, *Adoxa*), loges uniovulées.

2. *Viburnées*, loges de deux sortes : les unes uniovulées fertiles, les autres pluriovulées stériles.

Si le mot n'était pas un peu ambitieux, on pourrait peut-être considérer ce tableau comme une classification des Caprifoliacées : elle concorderait avec celle de M. Fritsch, sauf en ce qui concerne l'*Adoxa*, qu'il regarde comme le type d'une famille distincte.

3. VALÉRIANACÉES ¹.

Les Valérianacées ont un ovaire infère, à trois loges uniovulées dont une seule fertile ; le fruit est un achaîne. Les loges stériles forment parfois des vésicules aérifères qui, en diminuant le poids spécifique de l'achaine, en facilitent sans doute la dissémination (*Patri-nia*, *Valerianella*, etc.).

Considérons la plus différenciée des Valérianacées, le Centranthe, dont la fleur est irrégulière, longuement éperonnée et ne possède qu'une seule étamine. D'après les auteurs, l'ovaire n'aurait jamais qu'une seule loge. Mes observations m'ont montré que cela n'est pas tout à fait exact ; on peut, avec de l'attention, reconnaître des rudiments de deux autres loges et faire par conséquent rentrer ce genre dans le schéma général de la famille. Il n'en est pas moins vrai que

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXXX, CXXXII (*Centranthus*, *Fedia*).

Bucheneau, *Ueber die Blütenentwicklung einiger Dipsaceen, Valerianaceen und Compositen*, Francfort, 1854, et *Bot. Ztg.*, 1872.

Eichler, *Blüthend.*, I, p. 274.

Henslow, *Vascular Systems* (*Valeriana*, *Centranthus*).

Hæck, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 4 ; 1891.

c'est encore un terme de passage précieux aux Dipsacées chez lesquelles il n'y a jamais qu'une seule loge.

Effectuons donc des coupes transversales dans le *Centranthus ruber*.

Dans sa partie inférieure, l'ovaire a une section comprimée et ne montre qu'une seule loge, laquelle renferme un ovule ; il y a six faisceaux pariétaux à xylème interne et un gros faisceau placentaire concentrique à xylème central, situé entre la loge et le cercle des faisceaux pariétaux.

Plus haut la grande loge se réduit, nous sommes au niveau de l'insertion de l'ovule dont nous coupons le funicule. Le faisceau placentaire se dissocie en un fascicule qui se dirige horizontalement dans le funicule et trois autres qui s'élèvent verticalement.

Un peu plus haut, nous sommes au niveau du sommet de l'axe : le tissu conducteur dessine une étoile à trois branches, dont une perpendiculaire à la grande loge ; les trois faisceaux placentaires prolongés (ou marginaux carpellaires) alternent avec les trois branches de tissu conducteur, c'est-à-dire avec les fentes ovariennes.

A ce niveau, ou sensiblement plus haut, les fentes qui correspondent aux deux loges rudimentaires s'élargissent à leur extrémité par écartement de leurs épidermes accolés et limitent une véritable cavité ovarienne. Sauf dans le cas anomal décrit plus loin, je n'ai pu y découvrir de rudiments certains d'ovules.

Ces deux loges rudimentaires sont situées plus haut que la loge fertile ; on coupe bien encore à ce niveau la loge fertile, mais seulement dans sa partie remontante totalement isolée par le parenchyme de la cavité ovarienne triangulaire. Nous avons déjà trouvé toutes ces dispositions dans le *Viburnum Lantana*.

Plus haut enfin, la cavité ovarienne se réduit à une fente très obscurément triangulaire qui parcourt le style ; il faut beaucoup d'attention pour y reconnaître autre chose qu'un cordon cylindrique de tissu conducteur. Les trois faisceaux placentaires prolongés pénètrent dans le style.

Quant aux six faisceaux pariétaux, après avoir émis un cercle de nombreux petits faisceaux sépalaires, ils pénètrent dans la corolle, sans avoir émis du côté antérieur quoi que ce soit qui puisse être interprété comme un système libéro-ligneux propre des carpelles. La nervation de ceux-ci se réduit donc aux faisceaux marginaux.

Dans une fleur anormale dont l'ovaire ventru avait attiré mon attention, j'ai observé un développement bien plus accentué des trois carpelles : deux d'entre eux étaient fertiles et le troisième renfermait un ovule rudimentaire. Dans sa partie inférieure, l'ovaire était biloculaire. La paroi était comme d'ordinaire parcourue par six faisceaux pariétaux ; les deux loges étaient de même dimension et le faisceau placentaire concentrique était situé au milieu de la cloison. On trouvait un peu plus haut l'insertion d'un ovule, puis de l'autre, puis une séparation parenchymateuse et la troisième loge ; celle-ci, beaucoup plus volumineuse qu'à l'ordinaire, contenait un incontestable rudiment d'ovule ; c'était un mamelon recourbé sur le côté, dont l'extrémité un peu pointue était formée par un tissu à petits éléments, riches en protoplasma. A ce niveau, il existait quatre fascicules placentaires qui se continuaient encore un peu plus haut, à l'origine du style, point où s'arrêtait ma série de coupes.

A l'inverse du cas précédent, les loges stériles peuvent faire totalement défaut. Il m'est arrivé de faire des séries dans lesquelles il m'a été impossible de voir la moindre cavité en dehors de la grande loge. Cela n'empêchait pas la cavité stylaire d'être trifurquée à sa base.

Un cas intermédiaire est celui où il n'y a qu'une seule loge stérile et une loge fertile. Dans ce cas, on trouve dans le haut de l'ovaire une fente triangulaire et trois faisceaux marginaux dont un très réduit et dépourvu de bois ; il est impossible de voir une troisième loge ; le petit faisceau s'éteint avant d'avoir atteint la partie libre du style. Une coupe dans le style montre seulement les deux autres faisceaux opposés, exactement comme chez les Composées.

Il ressort de tout ceci que le sommet de l'axe se trouve situé très haut, au-dessus de l'insertion de l'ovule.

Or, ce n'est pas du tout les coupes longitudinales qui permettraient de le reconnaître : les loges étant au nombre de trois et très inégales, une coupe passant par l'axe de la grande loge ne rencontre pas les petites, aussi elles ont jusqu'ici passé inaperçues.

Le développement des Valérienacées, et en particulier du *Centranthus ruber*, a été beaucoup étudié au point de vue du calice (valeur morphologique, prétendue postériorité par rapport à la corolle), mais on n'a accordé qu'une médiocre attention à la façon dont se développe son ovule ; il est figuré partout d'une façon assez imparfaite.

Il naît, comme chez les Sambucées, sur le côté du sommet de

l'axe ; il se dirige d'abord franchement vers l'extérieur, puis se recourbe en dedans et sur le côté, de manière à être couché latéralement comme celui des Caprifoliacées (Pl. IV, 13).

Les auteurs disent que chez le *Centranthe*, la *Valériane*, etc..., on peut reconnaître les loges stériles à ce qu'elles forment des crêtes ou bourrelets longitudinaux¹. Hofmeister a décrit justement dans ces crêtes quelque chose qu'il considérait comme un rudiment de loge et qui, paraît-il, était une poche sécrétrice (cité d'après Goebel). Je veux, à ce sujet, mentionner que j'ai remarqué une bande de cellules particulières qui occupe la crête, immédiatement en dedans du faisceau (Fig. 15 ci-contre).

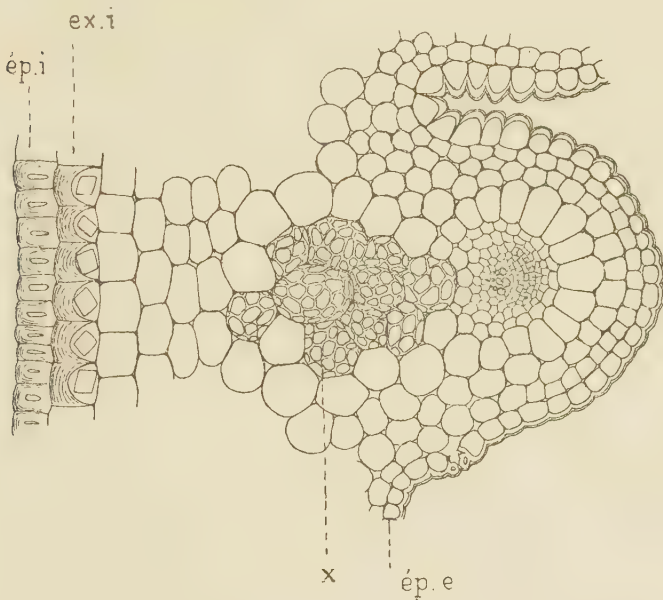


Fig. 15. — *Centranthus ruber*. — Section transversale d'un achainé mûr; ép. i. épiderme interne fortement sclérifié; ex. i. exoderme interne cristallifère; x. cellules à épaississements réticulés. — Gr. 250.

¹ « Oft sind letztere (die sterilen Fächer) so reducirt, namentlich in der Fruchtreife, dass sie nur als schwache Striemen am Fruchtknoten erschienen (*Centranthus*, *Valeriana*, etc.). . . » Eichler, *Blüthend.*, I, p. 277.

Cette bande est formée de cellules sphéroïdales, à épaississements lignifiés en forme de réticule. La section transversale en comprend une dizaine ; elle a son maximum d'épaisseur vers le haut de l'ovaire.

L'idée qui vient immédiatement à l'esprit est que cette bande scléreuse représente un noyau rudimentaire. En effet, on trouve de tout petits îlots de ces cellules réticulées sur tout le pourtour de la grande loge.

L'achaine pourrait être appelée aussi bien drupe sèche, car elle a un véritable noyau. Ce noyau comprend deux assises : une assise de fibres scléreuses épidermiques équatoriales et un exoderme formé de cellules à épaississements en fer à cheval et renfermant toutes un cristal d'oxalate de chaux. Au delà s'étend le parenchyme à parois minces où sont situés, de distance en distance, les îlots de cellules réticulées. Il se peut très bien que les gros amas, qu'on est tenté de prendre pour des rudiments de noyaux, ne doivent leur plus grand développement qu'au fait d'être situés dans la partie la plus épaisse du péricarpe.

Le parenchyme autour des loges stériles demeure non différencié. Nous avons remarqué le même fait chez les Caprifoliacées.

En résumé, dans le *Centranthus ruber*, type de Valérianacées remarquablement réduit, deux des trois carpelles ne sont manifestés que par :

- 1° La forme triangulaire du canal styloïde à sa base ;
- 2° Des loges rudimentaires dépourvues d'ovules ;
- 3° L'existence de faisceaux marginaux se prolongeant jusque dans le style.

D'une part, des cas tératologiques de développement plus ou moins complet des trois carpelles mettent en évidence l'analogie des Valérianacées avec les Caprifoliacées et en particulier avec les Viburnées¹.

D'autre part, des cas tératologiques où se produit une réduction encore plus accentuée si possible des deux loges rudimentaires ou de l'une d'elles, font un passage aux Dipsacées.

¹ Je rappelle à ce propos ce fait si curieux que certaines Viornes renferment de l'acide valérianique (d'après Baillon, *Hist. des pl.*).

4. DIPSACÉES¹.

Comme chez les Caprifoliacées-Viburnées et chez les Valériana-
cées, il existe chez les Dipsacées un ovaire infère, uniloculaire, ren-
fermant un seul ovule, inséré au sommet de la loge et sur le côté.

Mais ici la réduction a été poussée plus loin, et il est difficile de
retrouver des indices d'une disposition triloculaire primitive. L'axe
floral, très élevé et concrescent avec la coupe réceptaculaire sur toute
sa hauteur, n'a pas son sommet dégagé et ne peut guère être mis en
évidence que par la course des faisceaux.

Considérons des coupes transversales successives de la fleur du
Cephalaria alpina (Fig. 16 ci-contre).

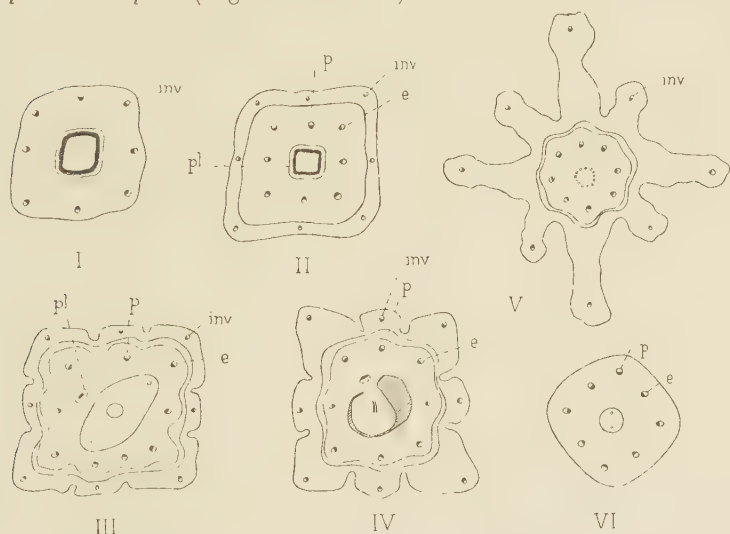


Fig. 16. — *Cephalaria alpina*. I à VI. Coupes transversales successives de la
fleur ; inv. involucre ; les autres lettres comme précédemment. — Gr. 20.

Tout d'abord se séparent les faisceaux de l'involucre. Il reste au
centre un anneau libéro-ligneux à xylème normal avec large moelle.

¹ Duchartre, *Observations sur quelques parties de la fleur dans le Dipsacus sylves-
tris et l'Helianthus annuus*, Ann. sc. nat., 2^e série, XVI, 1841.

² Payer, *Organog.*, pl. CXXXI (*Dipsacus*, *Scabiosa*).

Buchenau, *loc. cit.*

Henslow, *Vascular systems (Scabiosa)*.

Höck, in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 4 ; 1891.

Puis, il y a séparation des huit faisceaux pariétaux qui parcourent la coupe réceptaculaire ; il reste au centre un nouvel anneau libéro-ligneux semblable au précédent, mais plus petit.

Après cela, l'anneau libéro-ligneux se porte sur le côté et en même temps se resserre beaucoup. Puis sa moelle, déjà très réduite, disparaît et il devient alors un simple faisceau concentrique à xylème central. Entre ce faisceau et le cercle des faisceaux pariétaux apparaît la loge.

Arrivés à la partie supérieure de la loge, nous rencontrons l'insertion du funicule. A ce niveau, le faisceau carpellaire se dissocie en un gros faisceau placentaire qui pénètre dans l'ovule et en un cercle de petits faisceaux dont la course ascendante continue.

Un peu plus haut le style s'isole, parcouru par deux ou trois faisceaux du cercle précédent. Le canal styloïde est totalement oblitéré par un cordon cylindrique de tissu conducteur.

Les huit faisceaux pariétaux (quatre staminaux et quatre pétales) pénètrent dans la corolle sans avoir émis du côté intérieur le moindre fascicule qui puisse être interprété comme un système vasculaire des carpelles. De sorte que le système vasculaire de ceux-ci se réduit au faisceau concentrique central (placento-styloïde).

Trois cas peuvent se présenter pour la nervation du style :

1° Il y a trois faisceaux styloïdes ;

2° Il n'y en a que deux, mais qui sont situés aux sommets d'un triangle équilatéral dont le troisième sommet correspond au faisceau absent. Dans ce cas, le cordon de tissu conducteur est excentrique et plus rapproché de l'épiderme du côté où il n'y a pas de faisceau ;

3° Il n'y a que deux faisceaux placés en opposition.

Cette série de transitions indique clairement que le pistil des *Dipsacées* est au fond tricarpellé. Mais c'est (avec le nombre des stigmates, calqué d'ailleurs sur celui des faisceaux styloïdes) le seul moyen de reconnaître la disposition primitive. Ici, en effet, il n'existe ni loges rudimentaires, ni forme étoilée du canal styloïde. Il n'y a pas non plus de cordons de tissu conducteur dans l'ovaire, cordons qui indiquent les marges des carpelles ; ici, ils n'ont pas de raison d'être, puisque l'ovule unique a son micropyle béant à l'orifice même du style.

Le nombre des faisceaux dans le style et celui des stigmates restent donc, en définitive, les seuls indices de la polycarpellie primitive.

J'ai observé la même course des faisceaux chez le *Knautia arvensis*, le *Scabiosa Columbaria* et le *Dipsacus silvestris*.

Sur une coupe longitudinale passant par le funicule (Pl. IV, 17-18, *Scabiosa Columbaria*), le sommet de l'axe n'est pas indiqué par un retrait en escalier aussi net que chez les Caprifoliacées et Valérianées. Cependant il est plus apparent chez le *Cephalaria alpina*, surtout sur une fleur tout à fait jeune (Pl. IV, 14-16, *Cephalaria alpina*).

En somme, ici nous avons, et plus accentuée que précédemment, une tendance à l'évanouissement total des carpelles, en tant que feuilles florales distinctes. Après avoir émis les faisceaux des pièces externes, le système caulinaire se prolonge encore longtemps au centre de la fleur et ne se dissocie que pour innervier l'ovule et le style.

L'analogie avec les familles précédentes est encore fortifiée par l'identité absolue de l'ovule, lequel est toujours suspendu, à micropyle supérieur, à raphé latéral, et qui naît de même sur le côté du sommet de l'axe.

Au temps d'Adanson et d'A.-L. de Jussieu, on regardait les Dipsacées comme une simple tribu des Valérianées. Si on en fait une famille distincte, cette famille doit être maintenue dans l'immédiat voisinage des Valérianacées; à notre point de vue spécial, ce serait une erreur que de l'en écarter pour la rapprocher des Composées comme on l'a souvent fait. Nous tombons ainsi d'accord avec M. Höck qui estime que la disposition des feuilles, la préfloraison, l'existence d'un calicule, le défaut d'adhérence des anthères n'autorisent pas un tel rapprochement.

VI. — Campanulinées.

1. CAMPANULACÉES (incl. LOBÉLIACÉES)¹.

J'ai étudié : *Campanula persicifolia*, *C. Medium*, *Phyteuma spicatum*, *Prismatocarpus Speculum*, *Platycodon grandiflorum* et *Lobelia syphilitica*.

¹ Payer, *Organog.*, pl. CXLIX.

Trécul, *Sur la structure du fruit du Prismatocarpus*, etc., *Ann. sc. nat.*, 2^e série XX, 1843.

Van Tieghem, *Struct. du pistil*, pl. XVI.

Henslow, *Vascular systems*.

Schœnland, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 5; 1894.

Sauf chez le *Lobelia*, l'ovaire est complètement infère.

Comme l'a décrit M. Van Tieghem, la paroi de l'ovaire infère renferme dix faisceaux et même seulement cinq à sa base ; chez les *Campanula*, ce nombre de cinq persiste jusqu'à une assez grande hauteur, en particulier chez *Campanula Medium* où les cinq faisceaux sont logés dans de très grosses côtes. La séparation des carpellaires n'a lieu que tout au sommet de l'ovaire infère ; sauf chez *Lobelia*, ils n'ont, en conséquence, qu'un parcours libre très court.

Un axe transitoire très net existe chez toutes les espèces étudiées. Il est volumineux, comprend une grande moelle centrale et un anneau libéro-ligneux continu ; il forme un prolongement direct du cylindre central du pédicelle floral ; dans sa région supérieure, il se dissocie, à mi-hauteur de l'ovaire, en faisceaux inverses ou concentriques : les uns placentaires, les autres stylaires. Chez *Lobelia*, il s'épuise par un départ régulier de faisceaux directs qui quittent successivement l'axe en face de chaque placenta ; les deux faisceaux latéraux restants s'élèvent dans le style.

Chez les Campanulacées proprement dites, la disparition de l'axe a lieu à mi-hauteur de la cavité ovariienne, peu au-dessus de la dissociation du cylindre central. Chez les *Campanula*, *Phyteuma* et *Prismatocarpus*, le départ des faisceaux ovulaires n'a lieu qu'au-dessus du niveau d'extinction de l'axe ; la placentation est centrale angulaire dans la partie inférieure et septale dans la partie supérieure de l'ovaire.

Dans le genre un peu aberrant *Platycodon*, bien que l'axe s'éteigne à mi-hauteur de l'ovaire, la placentation est axile tant au point de vue vasculaire qu'au point de vue de l'insertion apparente. L'émission des faisceaux ovulaires a déjà eu lieu quand l'axe s'éteint au point de vue parenchymateux. Le *Platycodon* diffère donc en ceci des autres Campanulacées étudiées et fait la transition au *Lobelia*.

Chez le *Lobelia syphilitica*, non seulement la placentation est entièrement axile, mais encore l'axe se prolonge jusqu'à l'extrême sommet de l'ovaire où il finit en contact avec l'orifice du canal stylaire, sous forme d'une cloison rétrécie en son milieu. *L'Isotoma petraea* (Lobél.) offre, d'après M. Van Tieghem, la même disposition.

En résumé : la coupe réceptaculaire offre ici une coalescence très complète de faisceaux, coalescence qui dans la région supérieure en

réduit le nombre à dix et dans la région inférieure peut le réduire à cinq.

L'axe chez toutes les Campanulacées *s. str.* s'élève jusqu'à mi-hauteur de l'ovaire. La placentation est centrale angulaire et septale, sauf chez le *Platycodon* où elle est axile.

Chez les *Lobelia*, l'axe s'étend jusqu'au sommet de l'ovaire, la placentation est axile.

Il existe un axe vasculaire transitoire dans tous les cas étudiés.

On sait combien le pistil des Campanulacées paraissait aux axilistes un très bon exemple pour la confirmation de leur théorie. Même sans recourir à des cas tératologiques comme ceux décrits par Trécul, il semble que la théorie axiliste, du reste fort adoucie, en donne une idée plus satisfaisante que la théorie appendiculaire rigoureusement appliquée.

2. COMPOSÉES ¹.

Chez les Composées, comme d'une part l'ovule unique est basilaire, comme d'autre part la coupe réceptaculaire est (contrairement à ce qui a lieu chez les Valérianées et les Dipsacées) parcourue par des faisceaux disposés symétriquement par rapport au centre, tout permet de penser que le sommet de l'axe occupe exactement le fond de l'ovaire.

¹ Duchartre, *Observations sur quelques parties de la fleur dans le Dipsacus silvestris et l'Helianthus annuus*, Ann. sc. nat., 2^e série, XVI, 1841.

Payer, *Organog.*, pl. CXXXIII, CXXXIV.

Buchenau, *Ueber die Blütenentwicklung einiger Dipsaceen*, etc., 1854.

Id., *Ueber die Blütenentwicklung bei den Compositen*, Bot. Ztg., 1872.

Köchne, *Ueb. Blütenentwick. bei den Compositen*, Diss. inaug., Berlin, 1869.

Haenlein, *Ueb. die Entwickel. der Compositenblüthe*, Naumb., 1874.

Frank, *loc. cit.*, Jahrb. f. w., Bot., X, 1875.

Warming, *Die Blüthe der Compositen*, Bot. Abhandl. Hanstein's, III, 1876.

Id., *De l'ovule*, Ann. sc. nat., 6^e série, V, 1877.

Lanessan (de), *Sur le développement et la position des faisceaux fibro-vasculaires dans la fleur des Composées*, Bull. Soc. linn., Paris, 1875 et 1876.

Celakovsky, *Placenten*, p. 60.

Békétóff, *Monstruosité de la Chicorée*, Mém. Soc. sc. nat., Cherb., XXI, 1877.

Henslow, *Vascular systems*.

Hoffmann, in Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, Theil IV, Abth. 5 ; 1894.

La nervation de la coupe réceptaculaire est assez variable.

La variation porte d'une part sur la plus ou moins grande réduction du système vasculaire du calice, réduction en rapport avec l'évanouissement de cet organe, et d'autre part sur une condescence ici très grande des faisceaux des différents verticilles.

Ainsi, dans le cas exceptionnel du *Gaillardia grandiflora* qui a cinq grands lobes calicinaux, on trouve dans la coupe réceptaculaire dix faisceaux dont cinq très gros correspondant chacun à deux marginaux pétalaires et à un staminal, et cinq moins volumineux qui sont des marginaux communs sépalaires (Fig. 17).

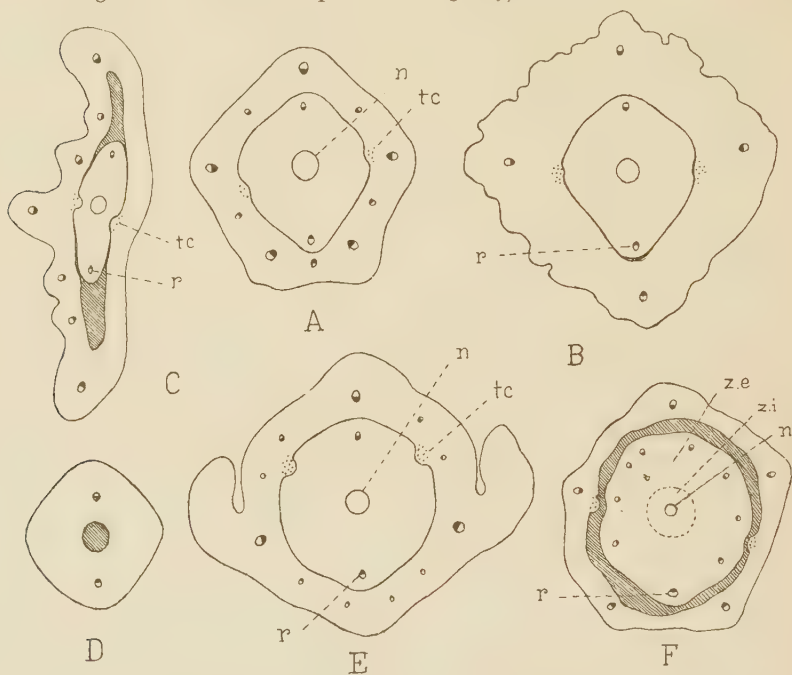


Fig. 17. — Composées ; différents modes de nervation de la coupe réceptaculaire. — A, *Gaillardia grandiflora* ; B, *Kentrophyllum lanatum* ; C, *Zinnia verticillata* ; D, *Calendula officinalis*, fleur centrale mâle ; E, *id.*, fleur périphérique femelle ; F, *Echinops bannaticus*. tc. tissu conducteur ; tg. tégument ovulaire ; z. i. zone interne ; n. nucelle ; r. raphé.

On trouve aussi dix faisceaux, comme dans le cas précédent, chez *Homogyne alpina* (fleur centrale hermaphrodite), bien que le calice y soit réduit à des filaments trichomateux.

Plus habituellement, les faisceaux du calice sont très grêles et en nombre indéterminé. Ainsi, chez *Cynara Cardunculus*, il en existe une dizaine qui vont se multipliant en se portant en haut et en dehors.

Chez *Tagetes nana*, *Zinnia verticillata* et *Calendula officinalis* (fleur périphérique femelle), les faisceaux sépalaires sont insignifiants, peu nombreux et ne deviennent distincts que dans la région supérieure de la coupe ovarienne. Dans ces cas, le nombre des faisceaux dans la coupe réceptaculaire est variable : six ou sept chez *Tagetes*, sept chez *Zinnia* et *Calendula*.

Enfin, chez *Echinops bannaticus*, *Centaurea Lugdunensis*, *C. Jacea*, *Kentrophyllum lanatum*, *Senecio Cineraria*, *Calendula officinalis* (fleur centrale mâle), ils font complètement défaut et la coupe réceptaculaire est seulement parcourue par les traces des faisceaux pétalo-staminaux.

Bien que le tube de la corolle renferme à sa base constamment cinq faisceaux pétalo-staminaux alternipétales, il n'est pas rare que la coupe réceptaculaire en renferme un nombre moindre. Dans ce cas, ce sont les faisceaux antérieurs qui sont réunis. Ainsi, chez *Kentrophyllum lanatum*, *Centaurea Lugdunensis*, *Cynara Cardunculus*, nous avons quatre faisceaux : un antérieur, un postérieur et deux latéraux ; au moment de pénétrer dans la corolle, le faisceau antérieur se dédouble en deux faisceaux latéro-antérieurs. Dans la fleur périphérique femelle du *Calendula officinalis*, il y a onze faisceaux dont trois principaux (un postérieur et deux latéraux) sont pétalo-staminaux. Dans la fleur centrale du même *Calendula*, il y a enfin seulement deux faisceaux : l'un postérieur, l'autre antérieur ; c'est ce dernier qui plus haut se dédouble à deux reprises.

Chez tous les types étudiés, je n'ai trouvé d'autre nervation, pour les carpelles, que les deux faisceaux du style : ils sont l'un antérieur, l'autre postérieur ; il n'est pas rare que le postérieur soit sensiblement plus gros. Ils ne s'individualisent que dans la partie tout à fait supérieure de l'ovaire.

À leur entrée dans la fleur, les faisceaux sont très rapprochés et réunis en un anneau d'où se détache en arrière et en dedans le faisceau placentaire unique. Son bois est tourné en avant (en dedans par rapport à l'ovaire). La fleur périphérique du *Tagetes nana* convient bien pour étudier la course et la structure du faisceau placen-

taire, parce que, dans cette espèce, il s'élève verticalement avec une faible obliquité avant de passer dans le funicule, de sorte que les sections transversales le rencontrent à peu près normalement. Dans d'autres cas, chez le *Kentrophyllum lanatum* par exemple, le faisceau placentaire et le funicule à sa base sont, au contraire, exactement horizontaux (Pl. IV, 23).

Après s'être porté en avant, tout contre la paroi antérieure de la coupe réceptaculaire, le faisceau placentaire passe dans l'ovule. Le raphé décrit sur l'ovule un méridien antérieur et est prolongé par un faisceau qui demeure dans le même plan vertical; exceptionnellement dans l'*Echinops*, au lieu de demeurer simple sur toute sa longueur, il se divise en sept ou huit fascicules qui se distribuent sur tout le pourtour du tégument. En général, la saillie du raphé est plus marquée que celle du faisceau postérieur descendant; mais si cette différence est insensible, si, d'autre part, les faisceaux sont disposés sur le type-4 dans la coupe réceptaculaire, il devient impossible d'orienter une coupe transversale isolée prise au milieu de la hauteur de l'ovaire. C'est ce qui arrive par exemple chez le *Kentrophyllum lanatum*, les *Centaurea*, etc.

Le tissu conducteur forme dans le style un cordon plein. Pourtant, tout à fait à la base du style, il est parfois assez aisé d'y distinguer une fente antéro-postérieure (*Gaillardia grandiflora*). A l'orifice du canal stylaire, le tissu conducteur se divise en deux bandelettes latérales qui s'étendent jusqu'au fond de l'ovaire.

Chez le *Calendula officinalis*, les deux bandelettes sont plus rapprochées du côté postérieur; chez toutes les autres espèces étudiées, elles sont, au contraire, exactement opposées.

La parfaite analogie qui existe, au point de vue de la forme et même de la position entre ces bandelettes et celles des marges des carpelles chez les Gamopétales bicarpellées, est un fait bien connu (Rob. Brown). M. Capus (*Anat. du tissu conducteur*) a insisté sur le fait que les cloisonnements épidermiques qui donnent naissance à une bandelette débutent en un seul point, bref que la bandelette est simple à l'origine. Bien que M. Capus ne leur ait point pour cela contesté leur signification de *marges*, peut-être cette observation pourrait-elle faire naître quelque doute à ce sujet. C'est pourquoi j'ai tenu à signaler une de ces bandelettes et le tissu avoisinant chez le *Calendula officinalis*. Dans cet exemple particulièrement favorable, il y a, dans

l'agencement des cellules, la direction des cloisonnements et même l'aspect des tissus, un arrangement si net qu'on reconnaît d'emblée deux bords, bien qu'ils n'aient en réalité jamais été séparés. L'existence d'un faisceau (sépalair) de part et d'autre de la ligne séparatrice rend plus évidente encore la séparation. C'est un cas élégant de soudure congénitale tardivement reconnaissable.

La surface de l'ovule présente de chaque côté un enfoncement plus ou moins sensible, dans lequel vient se loger le cordon conducteur quand il fait assez fortement saillie dans l'intérieur de la cavité ovarienne. Parfois il adhère assez intimement à l'ovule pour y demeurer accolé et se séparer de la paroi si on extirpe l'ovule de la cavité ovarienne (Robert Brown).

L'épais tégument unique est très nettement différencié en deux zones histologiques. Cette particularité à elle seule, sans parler de l'orientation, suffirait déjà pour distinguer l'ovule des Composées de celui des Caprifoliacées-Valérianées-Dipsacées¹.

Les fleurs femelles ne diffèrent nullement des fleurs hermaphrodites en ce qui concerne la partie infère du pistil ; la chose n'a rien de surprenant puisque les étamines ne sont individualisées, même au point de vue vasculaire, qu'au-dessus du niveau d'insertion de la corolle.

Quant aux fleurs mâles et aux fleurs stériles, elles ont aussi une coupe réceptaculaire, mais plus petite et vide.

Après avoir vu qu'il ne saurait être question ici, comme chez les Dipsacées, d'une concrescence de l'axe prolongé avec la coupe réceptaculaire, il nous reste à examiner quelle est la position du sommet de l'axe par rapport à l'ovule : est-il en avant ou en arrière de celui-ci ?

« Les deux jeunes carpelles sont séparés par un sillon assez étroit et à parois escarpées. Le fond en est uni ou légèrement incliné du carpelle postérieur au carpelle antérieur, bientôt il se penche de plus en plus d'arrière en avant, et sur ce plan incliné naît l'ovule par la division tangentielle d'un certain nombre de cellules sous-épidermi-

¹ Sur l'ovule des Composées et en particulier sur la différenciation de son tégument en deux zones, voyez : M^{lle} Mathilde Goldflus, *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées*, Journ. de Bot., XII et XIII, 1898 et 1899 (avec la bibliographie).

ques..... L'espace entre l'ovule et le carpelle antérieur est toujours beaucoup plus profond, plus étroit et plus aigu qu'entre cet organe et le carpelle postérieur vers lequel il s'infléchit plus tard. » (Warming, *De l'ovule*, p. 186.)

Je n'ai rien à changer à cette excellente description qui suffit pour montrer que, dans le cas des Composées comme dans celui des Plombaginées, il faut considérer les choses d'une façon tout à fait superficielle pour croire l'ovule terminal.

On peut admettre que le placenta des Composées est réduit à la saillie en « marche d'escalier » qu'on observe au fond de l'ovaire avant que l'ovule n'ait commencé à se développer. La forme d'une marche est très nette chez le *Senecio Cineraria* par exemple (Pl. IV, 19). Chez le *Cineraria maritima* (Pl. IV, 21). Chez le *Dahlia* (*De l'ovule*, pl. XII, 14), chez le *Centaurea Lugdunensis*, etc., il y a bien aussi une grande différence de profondeur entre la partie postérieure et la partie antérieure de l'ovaire, mais c'est avec une pente plus uniforme que le fond de l'ovaire penche d'arrière en avant.

Le sommet de l'axe occuperait donc la partie supérieure de la « marche » et la partie de la cavité ovarienne située au-dessous du sommet de l'axe, sa partie infra-apicillaire, si j'ose risquer ce néologisme, se réduirait à la fente antérieure ; cette fente antérieure représenterait la loge antérieure ; il n'y aurait pas de loge postérieure. Et l'ovule se trouverait, en conséquence, logé dans cette fente et dans la portion de l'ovaire située au-dessus du sommet de l'axe.

L'orientation du faisceau placentaire appuie cette manière de voir. Son xylème est antérieur : il est donc inverse par rapport à la nervure médiane du carpelle (faisceau styloïde), c'est-à-dire qu'il convient à la nervure marginale du carpelle antérieur replié.

Nous sommes ainsi conduit à conclure que :

1° Le sommet de l'axe est situé en arrière de l'ovule ; 2° que celui-ci appartient au carpelle antérieur.

Est-ce à dire que le carpelle postérieur est atrophié dans l'ovaire, et qu'au cas où il y aurait, comme chez quelques Dipsacées, avortement du stigmate antérieur, on aurait, comme dans d'autres familles, « ce phénomène singulier, d'un carpelle postérieur atrophié dans l'ovaire qui développe un style et un stigmate, tandis que l'antérieur développé dans l'ovaire avorte dans le style et le stigmate » ? (Van Tieghem, *Traité de Bot.*, 2^e édit., p. 1749.)

Rien d'aussi bizarre ne paraît exister ici.

En effet, dans le style nous avons deux faisceaux opposés qui conviennent parfaitement à deux médians carpellaires, puis plus bas dans la portion infère du pistil, il n'est plus possible de reconnaître les carpelles à leur nervation, puisqu'elle se confond avec celle des pièces externes. Mais les deux bandelettes de tissu conducteur placées à droite et à gauche indiquent deux carpelles de même dimension. Tout au plus dans un cas (*Calendula*), nous les avons vues plus rapprochées du côté postérieur, c'est-à-dire indiquant que le carpelle postérieur était plus petit. Elles descendent jusqu'au fond de l'ovaire et finissent à droite et à gauche de la saillie horizontale qui représente le placenta.

Les deux carpelles sont en réalité de même grandeur ; l'antérieur est seulement légèrement plus profond : il possède une cavité infra-apicillaire qui manque à l'autre.

La tératologie a déjà conduit Cramer et Békétoff aux mêmes résultats. Il se développe quelquefois un bourgeon entre l'ovule et le carpelle postérieur ; cette pousse anormale s'élève au centre de la fleur en refoulant en avant l'ovule et le carpelle antérieur. Aussi ces auteurs ont-ils admis que le sommet de l'axe est situé en arrière et au-dessus de l'ovule naissant.

M. Warming a mis quelque répugnance à accepter cette interprétation : il trouve que c'est faire remonter bien haut le sommet de l'axe, en particulier dans le cas où le fond de l'ovaire est fortement incliné d'arrière en avant, comme chez le *Dahlia*. Il lui semble plus naturel de le placer en avant de l'ovule, parce qu'il occuperait l'extrême fond de l'ovaire : l'ovule appartiendrait alors au carpelle postérieur. Il déclare d'ailleurs, dans une Note ajoutée pendant l'impression, que Cramer peut tout de même avoir raison.

Ce ne sont cependant pas les quelques faits que cite M. Warming, chez les Dipsacées et les Calycérées, qui peuvent, comme il le dit, « donner la clef de la solution ». Ainsi, chez l'*Acicarpha Spathulata*, « l'ovule se développe sur la paroi postérieure près du fond de l'ovaire ; à un état plus avancé, il remonte plus haut et devient apotrope comme dans les Dipsacées ». En réalité ce n'est pas au pistil des Dipsacées que le pistil des Composées peut être relié d'une façon bien étroite.

Je ne veux pas m'attarder à discuter les idées de Celakovsky et

d'Eichler, d'après lesquelles les deux carpelles ne seraient point équivalents : l'antérieur occuperait le sommet géométrique, tandis que l'autre, plus petit, serait latéral.

Ce sont des vues théoriques. Il est facile d'y démêler quelque vague réminiscence de la vieille idée de Cassini, qui admettait que le pistil des Composées était primitivement triloculaire comme celui des Valérianées.

En résumé, chez les Composées :

1° L'axe avorte presque complètement ; il ne forme qu'une saillie placentaire en marche d'escalier sur le bord antérieur de laquelle naît l'ovule. Son sommet se trouve donc en arrière de l'ovule ;

2° Le pistil est formé de deux carpelles presque égaux ; l'antérieur, fertile, possède une cavité infra-apicillaire qui manque à l'autre ;

3° Le système vasculaire de la coupe réceptaculaire est assez variable, mais ne comporte jamais de système vasculaire propre aux carpelles. La nervation de ceux-ci se réduit à leurs deux nervures médianes, situées dans le style.

Les Composées, à notre point de vue spécial, sont très différenciées, mais ce n'est point du groupe des Rubiïnées qu'elles représentent l'ultime évolution. A l'exemple d'Engler et Prantl, je les ai placées près des Campanulacées. L'ovaire infère et l'ovule à micropyle inférieur par rapport au placenta, existent dans ces deux familles. Chez les Rubiïnées, l'ovaire est bien infère, mais le micropyle est supérieur ; c'est déjà une différence. En outre, chez les Rubiïnées supérieures (Valérianées, Dipsacées), l'ovule est inséré au sommet d'un axe très élevé, soudé latéralement à la coupe réceptaculaire. Chez les Composées, l'axe est avorté et la placentation basilaire.

PARTIE GÉNÉRALE

Nous avons, dans ce Mémoire, envisagé la part que prend l'axe à la constitution du pistil des Gamopétales en nous plaçant :

1° Au point de vue de la Morphologie ;

2° A celui de la Physiologie ;

3° A celui de la Systématique.

Résumons les résultats obtenus.

I. — Morphologie.

Différentes manières d'être du sommet de l'axe. Part qu'il peut prendre à la constitution morphologique du pistil.

I. L'AXE NE CONTRIBUE EN RIEN A LA CONSTITUTION DU PISTIL.

Ce cas se présente pour tous les pistils apocarpés et pour certains pistils syncarpés.

a) *Pistils apocarpés*. — Ces pistils sont assez communs chez les Monocotylédones et les Dialypétales. Il n'en existe pas de bien nets chez les Gamopétales.

Nous n'avons en effet rencontré de ces pistils imparfaitement syncarpés que chez les Contortées (Asclépiadacées et, à un moindre degré, Apocynacées), et encore dans cette dernière famille les carpelles étaient-ils toujours un peu soudés par leur base.

Dans les pistils plus ou moins apocarpés, les systèmes vasculaires des carpelles peuvent être individualisés et l'axe vasculairement éteint avant toute séparation parenchymateuse, comme nous l'avons vu chez le *Nerium Oleander*. Les carpelles sont alors plus séparés qu'ils ne le paraissent.

b) *Pistils syncarpés*. — C'est encore chez les Dialypétales qu'il faut aller chercher des exemples typiques de ce genre de pistils ; ils nous sont offerts par les Pariétales. Par exemple, l'*Idesia polycarpa*, une Flacourtiacée, possède une cavité ovarienne unique ; les graines sont nichées dans des replis que présente la paroi qui envoie vers le centre de la cavité des lames irrégulières ; le sommet de l'axe, dépourvu de tout système vasculaire, occupe l'extrême fond de l'ovaire (Fig. 18).

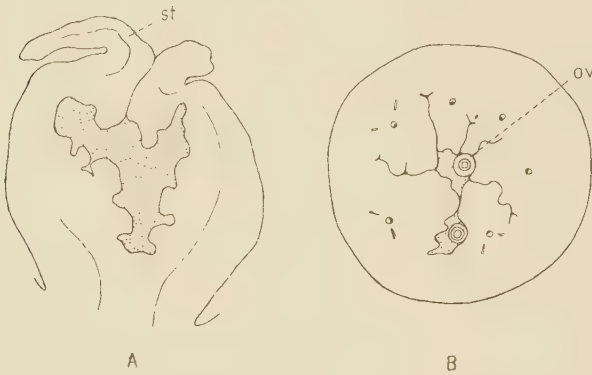


Fig. 18. — *Idesia polycarpa*. — A, coupe longitudinale d'une jeune fleur ; B, coupe transversale. Les graines assez nombreuses (non figurées en A) sont noyées dans la masse irrégulièrement lobée du placenta. — Gr. 20.

Chez les Gamopétales, il n'existe pas de pistils syncarpés à la constitution desquels l'axe demeure aussi totalement étranger.

En effet, chez la plupart des Gamopétales supérovariées, les Primulacées ex-

ceptées, la placentation est mixte, axilé ou centrale angulaire dans le bas, septale ou pariétale dans le haut de l'ovaire. De sorte que les cas où leur placentation est tout entière septale, pariétale ou même basilaire et l'axe tout à fait rudimentaire (*Empetrum*, *Armeria*, Labiées, Borraginées) seront considérés comme cas-limites de pistils à placentation axilé et à axe normalement développé.

En résumé, les pistils syncarpés à la constitution desquels l'axe ne participe nullement sont exceptionnels chez les Gamopétales, et encore se laissent-ils aisément ramener à d'autres plus généraux qui sont formés avec intervention de l'axe.

2. L'AXE CONTRIBUE DANS UNE CERTAINE MESURE A LA CONSTITUTION
DU PISTIL.

Ces pistils sont toujours syncarpés. Chez les Gamopétales, ils sont toujours formés d'un petit nombre de carpelles, le plus souvent de deux seulement.

L'axe peut contribuer à la formation du pistil :

- a) Soit en se prolongeant au centre de l'ovaire ;
- b) Soit en se creusant en une coupe réceptaculaire.

a) *Prolongation de l'axe floral au centre du pistil*
(axe intraovarien).

Tantôt, c'est le cas le plus fréquent, il y a un axe intraovarien bien développé avec lequel les feuilles carpellaires sont plus ou moins concrescentes, tantôt cet axe est rudimentaire.

Les carpelles peuvent être comparés à des feuilles embrassantes ; l'axe floral, formant une columelle centrale, est adhérent à leurs bords sur une hauteur très variable, et son sommet se trouve libre dans l'enceinte formée par les carpelles soudés.

Quand la concrescence avec la columelle ne laisse de libre que le style, le sommet de l'axe touche le plafond de l'ovaire, c'est-à-dire atteint l'orifice inférieur du canal styloïde. Tel est par exemple le cas des Polémoniacées, Plantaginacées, Sambucées, Valérienacées, Dipsacées.

Plus ordinairement, la columelle ne s'élève pas jusqu'au sommet de l'ovaire, celui-ci n'est pluriloculaire que dans sa partie inférieure, et devient uniloculaire dans le haut. C'est de beaucoup le cas le plus fréquent : Éricinées, Ébénacées, la plupart des Bicarpellées, Rubiacées, Lonicérées, Campanulacées.

Quand la columelle ne s'élève qu'à mi-hauteur de l'ovaire, ses parties périphériques bordant les loges peuvent laisser reconnaître les bords des carpelles repliés vers le centre, et cela d'autant plus nettement qu'on considère une région plus voisine du sommet. Au-dessus du sommet, la section transversale est presque identique parfois, sauf un espace vide central qui est le commencement du canal styloïde (*Campanula* par exemple). Dans de pareils pistils, l'insertion

des ovules n'a, sans aucun doute, d'axile que l'apparence : c'est là ce que nous avons appelé placentation centrale angulaire.

Il peut aussi arriver que les parties périphériques de l'axe ne présentent aucune particularité qui y fasse reconnaître des parties appendiculaires. Cela est particulièrement remarquable chez les Rubiacées, et d'une façon générale chez les espèces qui ont un axe intraovarien très développé. On est alors en droit de se demander si l'insertion *axile* des ovules est apparente ou réelle.

Et pour en juger on en arrive à se demander si l'axe intraovarien est, au point de vue anatomique, un organe véritablement caulinaire.

Pour définir un axe, il y a tout d'abord à tenir compte de son mode de développement. Les axes s'accroissent par des cloisonnements qui se produisent dans une région profonde (cylindre central, plérome), tandis que les appendices ont une origine plus superficielle (écorce, périblème). Il paraît résulter des beaux travaux de M. Warming que les axes floraux ont une croissance s'effectuant effectivement ainsi, bien qu'il y ait dans cette distinction un manque de précision qui est commun à tous les travaux relatifs à la croissance terminale de la tige des Phanérogames. Cela s'explique tout d'abord par la difficulté du sujet qui est telle que l'existence d'initiales distinctes n'est pas encore suffisamment démontrée, et puis parce que, dans notre cas particulier, la mode de croissance change peut-être aux différents stades d'une même fleur.

Ainsi, considérez un très jeune bouton floral de *Lonicera* ou de *Sambucus* tout au début, au moment de la formation du calice : sur toute la périphérie du plateau réceptaculaire il y a des cloisonnements tangentiels immédiatement au-dessous de l'épiderme, et presque uniquement dans l'exoderme ; au contraire, dans la région apicale les cloisonnements, d'ailleurs peu actifs, sont plus profonds ; l'exoderme y est indivis et si, comme le pense Douliot, c'est lui qui dans ce cas forme toute l'écorce, elle est, suivant son expression, « simple au sommet » ; bref, l'axe floral ne croît au sommet en ce moment que par le jeu des initiales du cylindre central. Or, le résultat de cette croissance est actuellement un aplatissement et même une dépression du plateau réceptaculaire.

Au contraire, la même fleur considérée à un stade un peu ultérieur (Pl. III) nous montre dans la région apicale des cloisonne-

ments s'effectuant plus près de la surface : il y en a dans l'exoderme ; l'écorce n'est pas « simple au sommet », si tant est qu'il y ait à distinguer une écorce dans un méristème homogène. Or, en ce moment le sommet de l'axe est en train de s'élever vivement, comme on peut s'en convaincre par la simple comparaison des figures qui précèdent et qui suivent.

Toutefois il se peut que les cloisonnements plus superficiels à un moment donné indiquent la formation d'appendices au lieu d'une simple elongation de l'axe. C'est malheureusement ce point que je n'ai pu élucider qui est le cœur même du sujet.

Aussi la seule conclusion que je puisse tirer de ces quelques observations est que le mode d'activité du méristème primitif peut changer aux différents stades du développement de l'axe floral.

Le développement ne donnant en réalité aucune donnée sûre en ce qui concerne la nature de l'axe intraovarien, il ne nous reste que l'anatomie, ou plus exactement que l'unique considération du système libéro-ligneux.

Il est assez variable.

Un système vasculaire caractéristique de la tige se rencontre assez souvent dans l'axe intraovarien des Gamopétales (*Erica*, *Androsace*, *Forsythia*, *Polemonium*, *Digitalis*, *Plantago*, *Hebenstreitia*, *Campanula*, *Lobelia*, etc.) ; les faisceaux sont orientés directement, ils sont rangés en cercle ou forment un anneau libéro-ligneux continu ; dans aucun des cas examinés on ne pouvait distinguer de péricycle, ni d'endoderme.

M. Van Tieghem dit qu'il y a alors un *axe transitoire*.

Il existe peut-être une relation entre la symétrie caulinaire du système vasculaire, c'est-à-dire l'existence d'un pareil axe transitoire et l'importance des faisceaux placentaires qui le forment. Dans la plupart des cas où il y a un axe transitoire ce système vasculaire est très réduit ; par exemple : *Plantago*, *Hebenstreitia*, *Androsace* et *Primula farinosa* (ce dernier exemple d'après M. Decrock). Cela est d'autant plus remarquable chez les *Androsace* et le *Primula farinosa* que l'absence de tout axe transitoire, même court, est la règle chez les Primulacées. Je dois pourtant noter des exceptions : les Scrophulariacées, les Campanulacées qui ont des axes transitoires ont néanmoins un système vasculaire volumineux en rapport avec leurs nombreuses graines.

Mais, en somme, c'est surtout lorsque l'axe n'est parcouru que par des faisceaux petits et peu nombreux qu'ils ont une tendance à demeurer réunis en cercle. Aussi beaucoup d'axes transitoires peuvent-ils être considérés comme formés par un simple faisceau concentrique à bois central, considération d'autant plus légitime que parfois, à un certain niveau tout au moins, ils sont dépourvus de moelle : tel celui du *Plantago major* décrit plus haut.

Cette structure caulinaire du système vasculaire est plutôt l'exception, ordinairement l'axe intraovarien est parcouru par des faisceaux inverses.

Le plus souvent ces faisceaux sont isolés et leur nombre correspond à celui des placentas, soit qu'il y en ait un pour chaque placenta, soit qu'il y en ait un seul pour deux placentas contigus (Ericacées, Caprifoliacées, etc...). Parfois aussi ils forment un anneau de fascicules inverses (*Diospyros*).

L'orientation des faisceaux n'est pas toujours déterminable. Sur une même coupe de *Soldanella*, de *Coris*, de *Sambucus* par exemple, on peut trouver des faisceaux placentaires orientés de toutes les façons imaginables. Les faisceaux sont étalés ordinairement en éventail, le phloème étant largement dispersé ; la pointe du xylème est dirigée tantôt vers le centre, tantôt vers la périphérie, tantôt selon la tangente. Et ces diverses positions conviennent, comme l'a dit M. Van Tieghem, malgré un désordre plus apparent que réel, aux nervures marginales d'une feuille plus ou moins repliée.

La distribution du phloème en éventail explique pourquoi il semble parfois, par exemple chez les Primulacées, qu'il y ait du liber en dedans du bois, comme chez les plantes à liber interne.

Lorsque l'éventail est ouvert au point que ses deux bords se rejoignent, on a un faisceau à structure concentrique ; les Oléacées, les Acanthacées, les Scrophulariacées offrent de jolis exemples de ce genre de faisceaux.

M. Henslow et M. Grélot ont montré la fréquence de la structure concentrique chez les faisceaux floraux ; elle est particulièrement grande, comme le dit du reste M. Grélot, chez les faisceaux placentaires.

Dans la région basilaire de l'axe l'orientation des faisceaux est toujours bien plus régulière et plus facile à déterminer que dans sa partie supérieure. Et de deux choses l'une : elle est inverse ou directe.

Si elle est inverse, c'est qu'il n'y a pas, même à ce niveau, d'axe transitoire. Si elle est directe, c'est qu'un axe transitoire plus ou moins développé commence au-dessus de la séparation des faisceaux carpellaires pariétaux et s'élève jusqu'à mi-hauteur de l'axe intraovarien. Un pareil axe transitoire nous est en effet offert par les *Ericacées* et par les *Campanulacées*. Chez *Campanula persicifolia* par exemple, nous avons vu la base du placenta parcourue par un anneau vasculaire triangulaire absolument continu, à orientation directe; un peu plus haut, dans la région où le placenta s'étale, cet anneau se dissocie en faisceaux inverses : la structure caulinaire a persisté jusque là.

Au contraire, dans la colonne placentaire si apparemment axile des *Primulacées*, il y a dans le pied du placenta un système très nettement inverse, sauf les exceptions citées (*Androsace* et *Primula farinosa*); le système vasculaire de cette colonne est entièrement appendiculaire.

Pour faire enfin ressortir quelque chose d'un peu général de ces détails, il faut comparer les axes intraovariens et les feuilles carpellaires aux axes ordinaires et aux feuilles végétatives.

Dans les nœuds allongés des pistils les faisceaux de la feuille carpellaire ou du verticille de feuilles carpellaires, dont la sortie ne s'est point encore effectuée, tantôt gardent la position et l'orientation caulinaires, tantôt s'échappent du cylindre central et prennent dans l'écorce une disposition qui n'est plus caulinaire.

De même, dans la région d'insertion des faisceaux d'une feuille ou d'un verticille de feuilles, certains faisceaux sont à l'état de traces dans l'intérieur du cylindre central, d'autres déjà passés dans l'écorce sont à l'état de système foliaire.

Ces diverses manières d'être d'un ensemble de traces et de systèmes foliaires se trouvent réalisées dans les axes intraovariens.

De sorte qu'on peut dire qu'au point de vue du système vasculaire, l'axe intraovarien se comporte comme une *région d'insertion* très allongée.

Cette région d'insertion est-elle totalement caulinaire?

Dans sa partie inférieure, s'il y a un axe vasculaire transitoire, l'axe intraovarien peut être regardé comme *entièrement caulinaire* (dans la région où s'étend l'axe transitoire); s'il n'y a pas d'axe transitoire, il ne peut être regardé que comme *partiellement caulinaire* : une partie

interne caulinaire, dépourvue de faisceaux, étant, selon l'hypothèse de MM. Celakovsky et Warming, tapissée par une région appendiculaire renfermant les faisceaux et portant les ovules.

Dans son extrémité supérieure libre, l'axe intraovarien est, à mon sens, partout et toujours exclusivement *caulinaire*.

Trois considérations m'ont suggéré cette manière de voir relative à la nature caulinaire de l'extrême sommet.

La première est que nous ne connaissons point de sommet de tige qui se trouve enfoui dans l'épaisseur des tissus, sous les appendices qu'il a produits. Le sommet végétatif dans tous les bourgeons connus forme un mamelon ou un plateau découvert (sauf l'exception très particulière offerte par l'embryon du *Cephalotaxus* et de l'*Araucaria*).

La seconde est la longueur véritablement extraordinaire qu'a l'axe floral au-dessus de la région ovulifère chez les Primulacées. On peut, au moyen de considérations tirées du système libéro-ligneux, apercevoir un rapport entre la partie périphérique du placenta des Primulacées et la paroi ovarienne, tandis qu'on n'aperçoit nullement une relation quelconque entre cette paroi et le long appendice intrastylaire.

La troisième enfin est l'allongement qu'est susceptible de prendre l'axe floral dans les fleurs à prolifération centrale. Cet allongement porte encore sur la région située au-dessus des ovules, région qui sur les fleurs normales n'est qu'un cône insignifiant, mais qu'il est bien naturel de considérer comme un bourgeon auquel manquent des feuilles.

Telles sont les raisons qui me font croire que ce que nous avons appelé *axe intraovarien*, pour la commodité du discours, est bien véritablement un axe. Un axe qui, à la vérité, dans la plupart des cas (lorsqu'il n'y a pas d'axe transitoire), n'aurait point de système vasculaire propre et serait, sauf à son sommet, tapissé par des parties appendiculaires.

Je sais bien qu'on ne connaît point d'axe qui soit dépourvu de faisceaux. L'absence de feuilles sur un axe ne suffit pas d'ailleurs pour qu'il y ait en même temps absence de système vasculaire. J'ai étudié à ce point de vue la massue terminale de l'*Arum maculatum*, pensant qu'elle pourrait être favorable à ma démonstration. Il n'en a rien été. Il y a des faisceaux, même à une faible distance du sommet.

Quoi qu'il en soit, comme je l'ai dit plus haut à propos des Primulacées, puisqu'on admet aujourd'hui avec M. Van Tieghem des feuilles sans faisceaux, il n'est point absurde de concevoir des axes sans faisceaux.

Passons maintenant aux cas où l'axe intraovarien est rudimentaire.

La placentation est alors soit pariétale, soit basilaire.

Des axes intraovariens très peu développés se rencontrent un peu dans tous les groupes, et il existe toutes les transitions possibles entre ceux qui sont simplement réduits et ceux complètement rudimentaires.

L'*Hydrophyllum canadense*, le *Pharbitis hispida*, le *Thunbergia alata*, ont des axes courts. Chez les Gentianées, les Borraginées, les Labiées, les Verbénacées, l'axe est plus avorté encore.

Parmi les Caprifoliacées, les *Lonicera*, *Weigelia*, *Leycesteria*, nous montrent aussi un axe très bas, d'où les bords carpellaires ne tardent pas à se libérer complètement.

Mais c'est quand la placentation est basilaire que l'avortement de l'axe est à son maximum. Nous en avons vu divers exemples : celui de l'*Empetrum*, de l'*Armeria*, des Composées.

Y a-t-il des ovules vraiment terminaux ? Je ne sais. En tout cas, celui des Plombaginées et celui des Composées ne le sont pas. Je me suis efforcé de mettre en évidence leur origine excentrique et de compléter la démonstration qu'avait esquissée M. Warming pour les Composées.

Leur innervation aussi est excentrique. Si l'ovule de l'*Armeria* était, comme on l'a soutenu, un sommet végétatif transformé, son funicule devrait être parcouru par un cercle de faisceaux ou tout au moins par un faisceau à structure concentrique. Nous avons vu qu'il est parcouru par un faisceau collatéral, tout comme celui des Composées. Il est probable, du reste, que ces deux cas de placentation basilaire doivent être regardés comme dérivant de la placentation axile par avortement complet de l'axe et par réduction des ovules à un seul.

Au contraire de ce qui a lieu pour les axes intraovariens très développés quand l'axe est rudimentaire, il y a une dislocation immédiate du cylindre central.

Cette dislocation subite est particulièrement remarquable chez les Bicarpellées à axe très bas. J'ai rapporté plus haut les dispositions

intéressantes que M. Henslow et M. Grélot ont découvertes dans le réceptacle floral des Borraginées, des Labiées et de quelques autres familles de Tubiflores. Elles consistent essentiellement en ce que les faisceaux carpellaires et surtout les médians *finissent librement dans le parenchyme* dans leur partie inférieure, n'étant reliés aux autres faisceaux du réceptacle que par des ponts de libér, communication qui peut, comme je l'ai montré, être elle-même supprimée. Une grande variété règne d'ailleurs d'une espèce à l'autre.

Ainsi, chez le *Lamium maculatum*, les faisceaux carpellaires se séparent en même temps que tous les autres faisceaux floraux, de sorte que leur individualisation est simultanée. Chez le *Phlomis fruticosa*, nous avons vu les médians carpellaires s'individualiser les premiers ; avant même que les sépalaires ne se soient séparés, on voit, dans cette dernière espèce, apparaître dans la moelle les quatre faisceaux qui, se réunissant deux à deux, vont donner les deux gros faisceaux médians carpellaires, lesquels, dans cette partie inférieure de leur course, ont une structure concentrique.

En somme, ce qu'il y a à retenir des considérations qui précèdent, c'est que, dans ces pistils à axe rudimentaire, les faisceaux les plus centraux sont *indépendants* des autres et s'en séparent d'une façon *prématurée*. Toutefois, ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut, cette dernière disposition n'est qu'apparente et tient, en réalité, à la forme très déprimée du réceptacle.

b) Ovaires infères. — *Part que prend le sommet de l'axe à leur constitution.*

Nous étudierons tout d'abord les ovaires infères au centre desquels s'élève l'axe, soit librement comme chez le *Samolus Valerandi*, soit relié à la paroi ovarienne par des cloisons, comme chez les Vacciniées, Campanulacées, Rubiacées, Caprifoliacées. Puis nous passerons à ceux où, par suite d'avortements, l'axe floral se trouve rejeté sur le bord de la coupe réceptaculaire et demeure con crescent avec elle sur une hauteur plus ou moins grande, comme chez les *Viburnum*, Valérianacées et Dipsacées.

On sait que l'ovaire infère résulte de l'invagination du plateau réceptaculaire. Ce processus, chez les ovaires très infères, débute de bonne heure et avant même l'individualisation des pièces florales

(Lonicérées, Composées). Quand l'infériorité est médiocre, par exemple chez le *Samolus Valerandi*, elle est parfois assez nulle au début pour ne pas donner à la fleur un aspect différent de celui des espèces supériorisées de la même famille.

Le système libéro-ligneux des coupes réceptaculaires est assez variable.

Parfois les faisceaux des divers verticilles floraux sont tous distincts dans la coupe réceptaculaire ; une simple section transversale permet de reconnaître à l'inspection des faisceaux le nombre et la disposition des pièces florales. Ex. : *Vaccinium*.

Plus ordinairement, au contraire, les faisceaux demeurent en partie réunis.

Il y a fréquemment adhésion, c'est-à-dire soudure des faisceaux qui se trouvent radialement superposés ; chez les Caprifoliacées, par exemple, les sépalaires demeurent soudés aux staminaux et les pétales aux carpellaires. Il peut aussi y avoir cohésion, c'est-à-dire soudure de faisceaux appartenant au même verticille.

Chez les Composées, par suite à la fois de l'adhésion et de la cohésion des faisceaux, la nervation de la coupe réceptaculaire arrive à ne plus laisser soupçonner le nombre et la disposition des pièces florales. C'est ainsi que chez le *Kentrophyllum lanatum*, le *Centaurea Jacea*, le *Cynara Cardunculus*, il n'y a que quatre faisceaux ; chez le *Calendula officinalis*, il n'y en a que trois principaux dans la fleur périphérique et deux seulement dans les fleurs centrales. Toutes ces fleurs cependant sont construites sur le type 5.

Je cite ces variations surtout pour montrer que si, comme le veut M. Van Tieghem, les coupes réceptaculaires sont des *sommes* d'appendices, le système libéro-ligneux ne le démontre pas toujours bien clairement.

J'ai dit plus haut que M. Van Tieghem concède aujourd'hui que la partie inférieure de la coupe réceptaculaire de la Rose, située au-dessous du « cercle de rebroussement » que forment les faisceaux carpellaires, est axile. La partie supérieure seule serait appendiculaire. Chez les Gamopétales étudiées, je n'ai point trouvé de cercle de rebroussement.

Plus l'ovaire est infère, plus la partie libre des carpelles se réduit à peu de chose : chez les Composées, elle ne forme guère que le style. Aussi, il n'est point surprenant que son système vasculaire

soit fort réduit. J'ai insisté plus haut sur celui des Lonicérées (*Lonicera*, *Weigelia*, *Symphoricarpus*, etc.) qui avait passé inaperçu.

Je dois sans doute dire un mot de la nature morphologique de l'ovaire infère. Je serai bref, car il est difficile d'apporter quelque chose de neuf dans cet épineux débat.

Nous avons remarqué, au sujet des *Lonicera*, combien il est difficile de ne pas croire à la nature caulinaires de l'ovaire infère pour peu qu'on en suive le développement.

On connaît l'objection de M. Van Tieghem : ce serait admettre *un emboîtement des axes*, c'est-à-dire, selon lui, une évidente absurdité.

Je ne sais si l'idée d'un axe renflé en bourrelet annulaire revient à un emboîtement des axes, en tout cas n'est-ce pas ce que M. Van Tieghem lui-même a imaginé pour la Rose ? Cette idée non seulement me paraît admissible dans le cas particulier de la Rose, mais d'une application générale à tous les ovaires infères.

On regarde la course des faisceaux comme un sûr critérium. Soit.

Mais alors faut-il voir une *somme d'appendices* là où les faisceaux sont en défaut ? Or, chez les Composées, les Dipsacées, les Valériana-cées, les Caprifoliacées, les Campanulacées, les faisceaux sont plus ou moins soudés et d'une façon qui bien souvent n'a point de rapport évident avec le nombre et la symétrie des appendices qu'ils sont censés représenter.

En vérité, il n'y a que les ovaires d'une infériorité médiocre ou très incomplète, comme ceux de *Vaccinium*, *Samolus*, *Forsythia*, où soient absolument distincts les faisceaux afférents aux différents verticilles. Qu'ils soient formés par une *somme d'appendices*, cela est soutenable. Cela n'est pas soutenable pour les autres.

Si nous conservons notre confiance au système vasculaire, n'exigeons pas de lui qu'il démontre toujours la même chose avec des faits absolument opposés. Tenons-nous en à ceci : pas d'appendice distinct là où il n'y a pas de faisceau distinct ¹.

La simple application de ce principe montre que presque tous les

¹ Il ne s'agit ici que d'apprécier la séparation d'appendices qui tous ont un système vasculaire. Quand ces systèmes vasculaires seront distincts, nous dirons que les organes eux-mêmes sont distincts. C'est tout ce que nous avons voulu dire. Nous n'avons point cherché à établir une contradiction avec la notion récente, citée plus haut, d'appendices sans système vasculaire.

ovaires infères sont de nature caulinaire et que, dans leur partie supérieure seulement, certains d'entre eux peuvent être regardés comme de nature appendiculaire.

La Rose rentrerait ainsi dans le cas général. Son *cercle de rebroussement* qui, à mi-hauteur, délimite, d'après MM. Van Tieghem et Bonnier, ce qui est caulinaire d'avec ce qui est appendiculaire, a chez tous les autres ovaires infères son équivalent dans la ligne de séparation des faisceaux carpellaires.

Et en résumé, la ligne de séparation des faisceaux carpellaires marque la délimitation de ce qui est axile dans une coupe réceptaculaire. Si cette ligne de séparation est reportée tout au haut de l'ovaire infère, comme cela est bien souvent le cas, c'est que cet ovaire infère tout entier est axile.

Pour en finir avec les ovaires infères, je rappelle la conorescence qui a lieu chez les *Viburnum*, les Valérianacées et les Dipsacées, entre le sommet de l'axe et la coupe réceptaculaire.

Le sommet de l'axe, muni d'un système vasculaire disposé en axe transitoire ou même en un simple faisceau collatéral à xylème inverse, se prolonge sur le côté de la loge fertile ; loge, nous le savons, unique sur presque toute la hauteur de l'ovaire, par suite de l'avortement des autres.

Pour qui admet, d'ailleurs, la nature axile de l'ovaire infère (et dans ces cas particuliers l'ovaire infère est, d'après notre interprétation, entièrement axile), il ne s'agit point ici d'une soudure congénitale, mais bien d'une simple forme asymétrique de la coupe réceptaculaire.

II. — Physiologie.

Rôle physiologique du sommet de l'axe. — Anatomie physiologique.

Il incombe au pistil d'assurer d'abord la fécondation, puis la nutrition de l'ovule, enfin la dissémination de la graine. Nous allons esquisser les adaptations qui, dans certains cas, permettent au sommet même de l'axe d'assumer ces différentes fonctions.

I. UTILISATION DU SOMMET DE L'AXE COMME CONDUCTEUR DU TUBE
POLLINIQUE.

L'accès du tube pollinique jusqu'aux ovules est réalisé par des moyens assez variés selon la forme de l'ovaire, le nombre et la disposition des ovules.

Le cas le plus fréquent est la transformation en tissu conducteur de l'épiderme ovarien sur la ligne de suture des carpelles : ce sont les marges des carpelles qui constituent la route suivie par le boyau pollinique. Tel est le cas de la plupart des Éricinées, Bicarpellées, Rubiinées et Campanulinées. Ces marges conductrices ou « bandelettes » sont pariétales quand la placentation est pariétale (*Gentiana*, *Hydrophyllum*, *Phacelia*, *Lonicera*, etc.), axiles quand la placentation est axile (*Atropa*, *Lycopersicum*, *Digitalis*, *Tecoma*, *Acanthus*, *Phlox*, *Erica*, *Arbutus*, etc.) et enfin pariétales dans le haut de l'ovaire et axiles dans le bas, si, comme c'est le cas de la plupart des Bicarpellées, la placentation est mixte.

Les bandelettes en suivant les bords des carpelles peuvent, à défaut d'autre indication, servir à les retrouver. On a vu l'intérêt qu'elles présentent dans un cas des plus obscurs, celui des Composées, où elles permettent d'affirmer que les deux carpelles sont égaux sur toute la hauteur de l'ovaire (sauf exceptions, comme *Calendula*, où elles sont rapprochées du côté postérieur).

M. Capus a insisté sur le fait que les bandelettes des Composées sont entièrement simples, même au début de leur développement. Le fait est assez répandu chez les Gamopétales (Gentianées, Solanées, Scrophulariacées, Caprifoliacées, etc.).

Lorsque la placentation est basilaire, il n'y a parfois pas de bandelettes devenues inutiles, parce que l'orifice même du canal styloïde vient s'ouvrir au fond de l'ovaire. Le style est alors gynobasique.

Les Labiées et les Borraginées présentent les styles gynobasiques les plus typiques. Dans ce cas, le sommet même de l'axe est transformé en un *tampon* de tissu conducteur. Le bas du canal styloïde vient s'appliquer exactement sur le sommet de l'axe ; le cordon plein que forme le tissu conducteur du style et le tampon conducteur sont en contact ; le boyau pollinique arrive ainsi sans interruption

du tissu conducteur jusqu'à l'orifice micropylaire. Ce tampon a été très nettement figuré par M. Capus.

Il n'y a pas que les styles apparemment gynobasiques qui le soient en réalité. On sait que certaines Convolvulacées (les Dichondrées) ont des styles gynobasiques ; il est curieux que la gynobasie existe aussi chez d'autres Convolvulacées (*Convolvulus*, *Pharbitis*, *Ipomæa*, etc.), bien qu'elle ne soit pas visible extérieurement. Nous avons vu, en effet, que le cordon stylaire plein descend entouré par un massif parenchymateux jusqu'à la rencontre du tampon conducteur qui garnit le sommet de l'axe. Bref, la disposition serait exactement la même que chez les Labiées, si une séparation parenchymateuse, qu'il n'est point difficile d'imaginer, isolait la base du style d'avec la paroi de l'ovaire.

Chez les Éricacées, l'*Empetrum* est un bon exemple de style gynobasique. D'ailleurs, dans cette famille, il y a une tendance très nette à la gynobasie, tendance exprimée par l'invagination de la partie supérieure de l'ovaire sur elle-même.

La gynobasie s'observe, en vérité, un peu dans tous les groupes : c'est, en somme, une adaptation au raccourcissement de l'ovaire.

Chez les Plombaginées, au lieu d'aller s'appliquer sur le sommet de l'axe, le tissu conducteur du style s'engage directement dans le micropyle ; il constitue l'*obturateur* ; c'est une disposition très originale, mais bien connue.

Enfin, chez les plantes à placentation centrale libre, il n'y a pas de tissu conducteur dans l'ovaire et c'est le sommet même de l'axe qui, allongé d'une façon extraordinaire, s'engage dans le style à la rencontre du boyau pollinique.

J'ai décrit chez les Primulacées ce singulier appendice intrastylaire. C'est un cône ou même un filament formé par un parenchyme à éléments minces, sans différenciation particulière. Le tissu conducteur épidermique du canal stylaire forme autour de lui un manchon de petites cellules à membranes nacrées ; aucun vide ne subsiste entre ce manchon et le filament. A l'orifice inférieur du style s'arrête le tissu conducteur : il n'y en a ni sur la paroi ovarienne, ni à la surface du placenta. Il est bien probable que la conductibilité n'est point diffuse, comme le pensait M. Capus, et que les tubes polliniques poursuivent simplement leur chemin en descendant le long du cône placentaire ; pourtant je ne l'ai point constaté.

En dehors des Primulacées et Myrsinacées, on ne connaît la placentation centrale libre, par origine, que chez les Lentibulariacées ; notons en passant qu'il y a aussi, dans ce cas, un allongement du sommet du placenta vers le style.

En résumé, quand les ovules au lieu d'être pariétaux sont basilaires ou bien fixés sur une colonne centrale, nous voyons le sommet se charger de leur amener le boyau pollinique. Ou bien il se coiffe d'un tampon de tissu conducteur et s'abouche au style, ou bien il s'allonge vers lui et pénètre jusque dans son intérieur.

2. LES TISSUS NOURRICIERS DES OVULES. TISSUS NOURRICIERS FORMÉS PAR L'AXE.

Lors du développement de l'ovule et de sa transformation en graine, les matières nutritives nécessaires se trouvent ordinairement emmagasinées sur place, non seulement dans les tissus de l'ovule lui-même, mais aussi dans les organes voisins.

Les parties du pistil (paroi ovarienne, placentas, axe lui-même) affectées à cet usage sont hypertrophiées et formées par un parenchyme à cellules, à membranes minces, le plus souvent bourrées d'amidon. Dans les fruits charnus, ces tissus se gonflent plus tard de sucs sucrés et constituent les pulpes.

Quand la placentation est pariétale, c'est la paroi ovarienne même qui sert à l'emmagasinement des réserves ; parfois les marges des carpelles sont simplement un peu dilatées (*Asclepias*, *Gentiana*, *Phacelia*, etc.), d'autres fois la paroi envoie vers le centre des lames, cloisons incomplètes méandriformes, au milieu desquelles les graines se trouvent immergées (*Lonicera*, *Idesia*).

Le pistil de l'*Hydrophyllum* est, comme nous l'avons vu, assez particulier à ce point de vue : les graines se trouvent enfermées dans un sac, presque clos, formé par les ailes des placentas qui se rejoignent en tapissant toute la cavité ovarienne.

Quand la placentation est axile, c'est l'axe lui-même qui peut s'hypertrophier et se transformer en une masse nutritive : *Lycopersicum*, *Solanum*, *Digitalis*, *Phygellus*, *Polemonium*, *Pinguicula*, *Plantago*, *Samolus*, *Coris*, *Primula*, etc.

Lorsque l'axe s'hypertrophie de cette façon, ses cellules se multiplient encore bien après l'anthèse. Les tissus formés n'ont cependant

rien de secondaire ; aucune assise génératrice n'entre en jeu. Les faisceaux eux-mêmes s'accroissent sans doute, mais par différenciation des tissus procambiaux et non par formation d'éléments nouveaux. J'insiste sur cette absence de tissus secondaires dans ces organes volumineux, parce que M. Grélot (*loc. cit.*, p. 98) décrit, comme d'origine en partie secondaire, les très gros faisceaux placentaires que l'on trouve au centre du pistil dans la Scrofulaire et l'Acanthe. Sa description de l'Acanthe est exacte, mais ne permet pas de dire que les vaisseaux ne sont pas tous primaires. Il aurait fallu suivre le développement, ce que M. Grélot n'a pas fait. Dans de très jeunes fleurs, les faisceaux sont formés en section transversale par un rectangle de cellules procambiales extrêmement petites et nombreuses ; la différenciation a lieu à la façon ordinaire, sans formation d'aucune assise génératrice libéro-ligneuse.

Parfois les graines sont localisées dans une région seulement du placenta ; la partie stérile de celui-ci se trouve alors plus spécialement différenciée en une masse de tissu nourricier. Nous avons vu chez le *Coris monspeliensis* une pareille division du travail.

Les cloisons, quand il en existe, peuvent prendre part à l'accroissement du placenta central ; elles peuvent aussi demeurer minces et se rompre au moindre effort : c'est ce qui a lieu chez les Plantaginées ; une fausse placentation centrale libre, comme chez les Caryophyllées, en est la conséquence.

3. PART QUE PREND LE SOMMET DE L'AXE A LA CONSTITUTION DU FRUIT MUR. SON HISTOLOGIE.

L'étude de cette région est ordinairement confondue avec celle de la paroi ovarienne dans les ouvrages sur la structure du fruit. Nous allons en résumer brièvement l'histologie spéciale.

Structure histologique du sommet de l'axe dans les fruits charnus¹.

Étudions d'abord les baies.

L'axe contribue principalement à la formation des pulpes. Comme l'a montré Caruel, l'origine de la pulpe est très variable. Quand l'axe

¹ Voir principalement : Garcin, *Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus*, Ann. sc. nat., 7^e série, XII, 1890 ; avec la bibliographie.

est court et la placentation pariétale, dans le *Lonicera* par exemple, la pulpe est une dépendance de la paroi ovarienne, dont elle est la partie la plus interne. Quand, au contraire, l'axe est développé et la placentation axile; c'est ordinairement l'axe qui fournit la pulpe : Éricacées, Solanées, etc. L'axe ou placenta central est alors transformé en un grand gâteau mou. Parfois la pulpe provient uniquement de cette partie centrale (*Vaccinium*, *Lycopersicum*, etc...); parfois elle a une origine mixte, la paroi ovarienne envoyant vers le centre des lames de tissu mou qui vont à la rencontre de lames pareilles émises par le placenta (*Solanum*). C'est surtout pour les parties en contact immédiat avec les graines que la différenciation pulpeuse est marquée, en particulier pour les alvéoles, quand il en existe.

La partie centrale formée par l'axe est parfois la seule partie molle de la baie, le péricarpe lui-même étant à maturité fort peu charnu ou même tout à fait sec. Il en est ainsi chez l'*Atropa Belladonna* et surtout chez le *Nicandra physaloides*.

L'axe ainsi transformé en tissu mou est formé de cellules sphéroïdales, succulentes, à membranes extrêmement minces. Ces cellules ont une origine relativement tardive; elles sont en bonne partie postérieures à l'épanouissement de la fleur, quoiqu'elles ne proviennent, bien entendu, que de la continuation du processus de division du méristème. Cela est particulièrement frappant chez les Solanées très pulpeuses comme la tomate, où le placenta central arrive à acquérir des dimensions extraordinaires grâce à la fois à la multiplication des éléments et à leur amplification finale. Cette amplification finale est remarquable en ce qu'elle a de subit; cet accroissement soudain, qui a lieu tout à fait à la fin, est d'ailleurs, comme on sait, une des caractéristiques des tissus charnus en général. C'est dans la partie la plus externe du placenta que les cloisonnements persistent le plus longtemps et comme, d'autre part, c'est la région la plus pulpeuse, il en résulte que c'est la région la plus différenciée qui se développe la dernière.

L'axe ne prend qu'une part insignifiante et toute passive à la formation des fruits drupacés et secs. Il forme une région parenchymateuse molle ou facilement déchirable qui permet la facile séparation des noyaux ou des coques. Parfois, par exemple chez le

Lilas, les faisceaux placentaires se sclérifient fortement, formant un squelette qui est isolé lors de la destruction des parties molles et qui, lors de la déhiscence, sert de lien aux deux moitiés de la capsule ; chez l'Acanthe, les faisceaux placentaires, extrêmement volumineux, forment une grande masse rigide qui occupe toute la partie centrale du pistil.

Lorsque le parenchyme subit une différenciation particulière tout autour des loges, cette différenciation se produit de la même façon dans la région de bordure qui est formée par l'axe : il en est, par exemple, ainsi dans la drupe du Sureau, de la Viorne, de la Moschatelline, dans l'achaine du Centranthe, dans la capsule du Lilas. Le développement des ceintures scléreuses a lieu, d'après ce que j'en ai vu dans les exemples qui précèdent, simultanément sur le côté extérieur de la loge, formé par la paroi ovarienne, et sur le côté intérieur formé par l'axe. Ce sont là des faits qui militent en faveur de la nature tout entière appendiculaire des parois des loges ovariennes.

Chez les *Viburnum*, les Valérianacées et les Dipsacées, l'axe est conorescent avec la coupe réceptaculaire par suite du développement exclusif de l'une des loges ; chez Centranthe on trouve, dans la masse parenchymateuse ainsi formée, des îlots de cellules scléreuses qui ont peut-être la valeur de noyaux rudimentaires, ce qui mettrait en évidence la nature complexe de la coupe réceptaculaire dans ce cas.

III. — Applications à la Classification.

Il semble, au premier abord, que la morphologie du sommet de l'axe n'a qu'une valeur systématique très médiocre.

En effet, d'une part, cette région du pistil est très diversement conformée chez des plantes voisines. Chez les Éricacées, par exemple, tantôt l'axe est grêle et élevé (*Erica*, *Rhododendron*), tantôt discoïde et court (*Vaccinium*, *Pirola*), tantôt rudimentaire (*Empetrum*).

Et d'autre part, une même conformation de l'axe se rencontre chez des plantes passablement éloignées. Exemple : les Labiées et les Borraginées, les Pinguicules et les Primulacées.

Si donc le sommet de l'axe n'est point dépourvu de valeur systématique, c'est que ces ressemblances ne sont que secondaires et dues à des adaptations convergentes.

Chez les Gamopétales, il est vraisemblable que le pistil pluriloculaire et à ovules nombreux (*Rhododendron*, *Polemonium*, *Leycesteria*, *Campanula*) représente la forme primitive. En effet, non seulement au point de vue du pistil, mais encore pour tout le reste de l'organisation florale, les espèces qui possèdent un gynécée comme celui-là sont aussi celles qui réalisent de la façon la plus parfaite la symétrie quinaire caractéristique des Dicotylédones.

Ceci admis, cette forme du pistil se retrouvant dans les divers ordres (celui des Primulinées excepté, en ce qui concerne le nombre des loges), dans ces divers ordres des mêmes causes ont pu amener des modifications parfois concordantes.

La moins hypothétique de ces causes est la réduction du nombre des graines, l'oligospermie. Nous allons passer en revue les adaptations auxquelles elle a pu donner naissance.

Si l'axe est élevé en une columelle centrale portant les ovules, la modification la plus naturelle sera son raccourcissement : les ovules pourront alors sembler naître du plancher même de l'ovaire, ils seront basilaires.

Ce raccourcissement ne se produit pas toujours : il est des pistils oligospermes dont l'axe n'est point rudimentaire ; exemples : *Phlox*, *Hebenstreitia*, *Viburnum*, Dipsacées et Valérianacées.

Si l'axe était déjà très court dans le type primitif, l'oligospermie n'aura pas eu à le raccourcir ; de sorte qu'il est toujours délicat de décider si un pistil à axe rudimentaire et à placentation basilaire dérive d'un pistil à axe très développé avec placentation axile ou d'un pistil à axe bas avec placentation pariétale ; bref, de dire si la forme raccourcie de l'axe est secondaire ou primitive.

De pareils pistils oligospermes à axe rudimentaire et placentation basilaire nous sont offerts par les Empétrées, les Plombaginées, les Borraginées, les Labiées, les Convolvulacées (et à un moindre degré les Jasminées et les Acanthacées) et les Composées.

Ces pistils ont souvent le style gynobasique ; c'est un caractère assez important, car il donne tout de suite au pistil un aspect caractéristique.

Ainsi, les Convolvulacées ont des ovules basilaires et leur style, bien que cela ne se devine point extérieurement, est gynobasique. Il en est de même chez les Labiées, qui ont, comme elles, l'ovule à micropyle inférieur. Il y a là des caractères communs remarquables entre

ces deux familles ; si l'on considère des Convolvulacées à pistil à quatre logettes, comme les Dichondrées, l'analogie devient évidente. Et c'est ici qu'il faut distinguer ce qui est caractères phyllétiques d'avec ce qui est caractères d'adaptation convergente. La parenté réelle, selon nous, serait indiquée par les dispositions relatives de l'ovule et de l'axe qui sont les mêmes dans les deux familles ; l'adoption convergente par ce phénomène, qui n'a eu lieu que chez les Labiées et quelques-unes des Convolvulacées, à savoir la réduction des carpelles à deux et la substitution physiologique du péricarpe moulé sur les graines au tégument séminal.

Remarquons que les Convolvulacées n'ont pas du tout le pistil des Polémoniacées. Chez ces dernières, même celles qui sont oligospermes (*Phlox*), l'axe n'est pas rudimentaire. On range ces deux familles l'une à côté de l'autre, surtout parce qu'elles ont des fleurs actinomorphes ; à notre point de vue, elles sont à séparer très nettement.

Il est possible que la ressemblance entre les Labiées et les Borraginées soit due aussi à un phénomène d'adaptation convergente. Cette ressemblance est peut-être plus superficielle qu'on ne le pense. En tout cas, l'ovule est tout différent : son micropyle est supérieur chez les Borraginées, inférieur chez les Labiées.

De plus, des caractères autres que ceux du pistil font rapprocher les Borraginées des Hydrophyllacées. Or, dans cette famille l'axe est peu développé et la placentation pariétale-septale. Ce pourrait être là la forme primitive du pistil des Borraginées. Le micropyle est de même supérieur.

Les Verbénacées ont aussi une placentation pariétale-septale, mais avec micropyle inférieur. Les affinités avec les Labiées ne sont pas douteuses.

De sorte que l'on peut envisager les Labiées et les Borraginées comme dérivant les unes et les autres de types à placentation pariétale, à ovules nombreux ; mais ces types primitifs n'ont pas été les mêmes pour les deux familles.

En résumé, les affinités encore si obscures des nombreuses familles des Tubiflores sont probablement masquées par l'oligospermie et la gynobasie, phénomènes qui ont pu se produire dans des groupes fort distincts.

Parmi les pistils à style gynobasique, citons encore l'*Empetrum*

nigrum. Mais ici la gynobasic n'est que l'exagération d'une disposition commune à toutes les Éricacées : la base du style est chez toutes plus ou moins invaginée.

Telles sont les modifications qui nous paraissent en rapport avec la réduction du nombre des graines.

Maintenant il faut bien dire que la cause même de cette réduction nous échappe. On peut alléguer, avec apparence de raison, le *défait de place* ; de fait, la plupart des pistils oligospermes sont petits (il y a des exceptions, tels le Frêne, la Viorne) ; ils appartiennent généralement à des fleurs petites ou serrées par leurs bases (Dipsacées, Composées), ou encore, ce qui n'a peut-être pas été remarqué, à des fleurs telles que les Labiées, qui ont beaucoup sacrifié à l'*appareil de réclame*.

Ces explications sont assez séduisantes appliquées à un groupe comme celui des Gamopétales où les fleurs paraissent réduites secondairement et non par origine.

Mais nous ne leur attacherons pas autrement d'importance, car elles sont vraiment trop hypothétiques. Et puis, nous n'avons pas la prétention de tout expliquer avec cette unique cause de l'oligospermie. Nous avons seulement voulu montrer dans quel sens elle a pu agir sur le pistil et en particulier sur le sommet de l'axe.

Le mode de placentation qui est en relation étroite avec le développement de l'axe en hauteur est un important critérium en systématique. C'est principalement sur lui que nous nous sommes basé pour préciser la division des Caprifoliacées en quatre sous-tribus groupées deux à deux ; cette division des Caprifoliacées en deux tribus, Lonicérées et Sambucées, est d'ailleurs une des coupes les plus nettes et bien d'autres caractères que ceux tirés du pistil la justifient.

Enfin, la structure histologique du péricarpe et de la partie centrale du fruit est un dernier moyen d'appliquer l'étude du pistil à la classification. Nous en avons donné quelques exemples. Chez les Caprifoliacées, nous avons ainsi mis en relief les affinités de l'*Adoxa* avec les Sambucées. Nous avons vu que le noyau du Sureau comprend trois assises dont les deux internes sont très particulières. Cette structure se retrouve chez l'*Adoxa*. D'une façon analogue, nous avons fait ressortir la position à cheval qu'occupe le *Symphoricarpus* entre les Chèvrefeuilles et les Sureaux. Les loges évanouies des Valériana-

cées, que Hofmeister avait aussi cherché à retrouver par l'histologie, sont peut-être reconnaissables à des rudiments de noyaux ; nous avons, du moins, décrit des amas de cellules sclérifiées qui peuvent être envisagés comme tels.

Les quelques faits épars que nous venons de rassembler se sont présentés assez naturellement au cours de nos études. Toutefois, on ne pouvait guère songer, dans un travail où ne sont étudiées qu'un petit nombre d'espèces, à pousser davantage le côté systématique pur. Nous avons plutôt essayé seulement de voir ce que de pareilles recherches pourraient donner.

CONCLUSIONS

Les conclusions que nous déduirons de nos observations sont relatives : 1° à la morphologie du sommet de l'axe ; 2° à sa physiologie ou plutôt à son anatomie physiologique ; 3° aux applications qu'on en peut faire à la systématique.

I. MORPHOLOGIE.

a) L'axe chez les Gamopétales contribue presque constamment à la formation du pistil.

Les pistils qui font exception (Asclépiadacées et Apocynacées : syncarpie incomplète ; — Plombaginacées, Gentianacées, Labiées, Borraginacées : axe rudimentaire et ovaire supère) se relie, d'ailleurs, par des transitions insensibles à ceux qui sont formés avec participation de l'axe.

b) L'axe peut prendre part à la constitution du pistil de deux façons :

1° En se prolongeant au centre de la fleur, formant une partie dénommée tantôt cloisons, tantôt placentas, et que nous avons appelée *axe intraovarien*.

La valeur *partiellement caulinaire* de cet organe est attestée par : 1° son mode de développement qui a lieu, au moins à un moment donné, au moyen d'initiales profondes, mais qui est peut-être variable selon les différents stades ; 2° son système vasculaire qui, fréquem-

ment, demeure caulinaire jusqu'à une certaine hauteur, formant un axe transitoire; les axes transitoires se rencontrent surtout chez les espèces à système vasculaire peu développé; 3° par la nature caulinaire de son sommet, nature, nous semble-t-il, mise en évidence par l'allongement extraordinaire qu'il subit dans certains cas, soit d'une façon normale (appendice intrastytaire des Primulacées), soit d'une façon anormale (fleurs à prolifération centrale).

Si l'on admet la nature partiellement caulinaire de l'axe intraovarien, on peut le considérer comme formé dans sa partie inférieure par un nœud ou région d'insertion carpellaire plus ou moins long, dans sa partie supérieure libre par un sommet de tige dépourvu de tout faisceau.

Tout se passe comme si l'axe floral se prolongeait au centre du pistil, soit purement et simplement (lorsqu'il y a un axe vasculaire transitoire), — soit extérieurement tapissé par les bords des carpelles. Mais dans les deux cas l'extrémité de l'axe reste libre et est susceptible d'acquiescer parfois (chez les Primulacées, par exemple) une grande longueur.

Cette interprétation, qui se rapproche beaucoup de celle de MM. Celakovsky et Warming, suppose qu'on puisse admettre des axes dépourvus de faisceaux, conception qui n'est point inadmissible dans l'état actuel de la science.

Dans presque tous les groupes se rencontrent des espèces à axe nul ou très peu développé. Ce faible développement de l'axe est souvent accompagné d'un raccourcissement de l'ovaire et de la réduction du nombre des ovules (*Empetrum*, *Armeria*, Convolvulacées, Labiées, Borraginacées, etc.). Mais il y a trop d'autres cas où il n'en est pas de même pour qu'on puisse conclure d'un rapport de cause à effet.

Quand l'axe intraovarien est rudimentaire, il y a dislocation brusque du cylindre central. Les faisceaux les plus centraux (les carpellaires médians et marginaux) se font remarquer chez les Borraginacées et les Labiées par une sortie anticipée.

2° En se creusant en une *coupe réceptaculaire* ou *ovaire infère*.

La course des faisceaux seule est un argument en faveur d'une nature non caulinaire des ovaires infères. Or, nous avons insisté sur le fait que cet argument n'est pas valable dans bien des cas (Campanulacées, Valérienacées, Dipsacées, Composées), parce que les faisceaux ne sont point individualisés dans la coupe réceptaculaire.

Aussi nous pensons que tous les ovaires infères doivent être envisagés comme des productions mixtes : la ligne de séparation des faisceaux carpellaires marquant, selon nous, la délimitation de ce qui est axile et de ce qui est appendiculaire. Si cette ligne séparatrice est reportée tout au haut de l'ovaire infère, c'est que cet ovaire est tout entier axile. Une pareille définition fait rentrer dans le cas général la coupe réceptaculaire de la Rose, pour laquelle M. Van Tieghem avait proposé une explication toute spéciale.

II. PHYSIOLOGIE.

Diverses fonctions physiologiques peuvent être remplies par le sommet de l'axe :

1° Il peut servir de conducteur aux tubes polliniques. Son extrémité supérieure en contact avec l'orifice inférieur du style peut, en effet, se transformer en un *tampon* de tissu conducteur qui établit la continuité entre le style et l'ovaire. Chez les Labiées, Borraginacées et Convolvulacées, où le sommet de l'axe est bas, c'est la base du style qui descend au fond de l'ovaire pour venir s'appliquer sur le sommet de l'axe. Chez les plantes à placenta central libre (Primulacées, Lentibulariacées), nous avons décrit avec détail une disposition opposée : c'est le sommet qui est allongé d'une façon extraordinaire en un long appendice intrastylaire, lequel vraisemblablement sert à conduire les tubes polliniques jusqu'aux ovules ;

2° L'axe est assez souvent hypertrophié en un tissu de mise en réserve des matériaux nécessaires au développement des ovules (Primulacées, Plantaginacées, Solanacées, etc.) ;

3° Il n'y a qu'un rôle passif et peu important dans la formation du fruit. Il demeure presque toujours mou ou se dessèche sans sclérose. Il forme assez souvent les pulpes (Solanées, Vacciniées). Dans les fruits drupacés et capsulaires, il forme une partie centrale non épaissie qui permet la facile séparation des noyaux ou des coques. Les faisceaux placentaires en se sclérifiant peuvent former un squelette rigide à cette partie molle (Oléacées, Acanthe, etc.).

III. APPLICATIONS A LA CLASSIFICATION.

Nous avons vu que, d'une part, l'axe est très varié de forme chez les plantes d'une même famille et que, d'autre part, il présente la même forme chez des plantes assez éloignées.

Nous avons essayé de démêler ce qui, dans les ressemblances, peut être attribué à des causes secondaires et ne serait que caractères d'adaptation convergente. Nous avons notamment esquissé les adaptations qui paraissent en rapport avec la réduction du nombre des graines ; ces adaptations s'expriment par le raccourcissement de l'ovaire et souvent de l'axe lui-même, par la gynobasie, par la substitution physiologique du péricarpe au tégument séminal.

De pareilles modifications ayant pu se produire dans des groupes éloignés sont de nature à induire en erreur le systématicien ; l'étroit rapprochement des Labiées et des Borraginacées est peut-être une de ces erreurs.

Au surplus, n'ayant traité qu'incidemment des applications à la systématique, nous avons dû nous borner à quelques faits isolés : le rapprochement de l'*Empetrum* et des Éricacées, en particulier des *Vaccinium* ; celui des Convolvulacées et des Labiées ; les affinités des diverses Caprifoliacées entre elles et avec l'*Adoxa Moschatellina*.

Ces quelques exemples montrent qu'on peut utiliser en systématique les caractères tirés de la forme de l'axe, de ses rapports avec les ovules et enfin de son histologie.

Ainsi, en somme, chez la plupart des Gamopétales, l'axe prend part à la constitution du pistil. Tout en étant concrescent avec les carpelles, tantôt il s'élève au centre de la fleur formant à ces derniers une région d'insertion très allongée, tantôt il se creuse en cupule.

Puis cet organe, dont la nature morphologique est mixte, porte les ovules, sert dans certains cas à leur amener les tubes polliniques, dans d'autres à les nourrir, dans d'autres encore à les disséminer en contribuant à la formation du fruit. Bref, il joue le rôle de carpelle.

On peut dire, en vérité, que chez les Phanérogames les plus hautement différenciées, les Dipsacées et les Composées, le carpelle est réduit à ne former que le style ; il est devenu un organe insignifiant. Le sommet de l'axe a usurpé sa place et son rôle. *L'axe a supplanté le carpelle.*

En résumé, *l'axe floral a pris secondairement chez les plantes supérieures une part importante à la constitution du pistil.* Telle est la conclusion générale que nous nous croyons en droit de tirer de nos recherches.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes :

<i>s</i> , sépale.	<i>st</i> , style.
<i>p</i> , pétale.	<i>tc</i> , tissu conducteur.
<i>e</i> , étamine.	<i>d</i> , disque nectarifère.
<i>e'</i> , staminode.	<i>ov</i> , ovule.
<i>c</i> , carpelle.	<i>tg</i> , tégument ovulaire.
<i>pl</i> , placenta.	<i>Br</i> , bractée florale.
<i>a</i> , sommet de l'axe (<i>apex</i>).	

PLANCHE I.

- Fig. 1. *Erica carnea*. — Fleur épanouie ; le placenta est porté par un long pied stérile. — Gr. 20.
- Fig. 2. *Arbutus Unedo*. — Jeune pistil au moment du développement des ovules ; le placenta est encore sessile. — Gr. 40.
- Fig. 3. *Id.* — Fleur épanouie ; le sommet de l'axe est situé bien au-dessous de l'orifice du style ; le placenta a acquis un pied stérile. — Gr. 20.
- Fig. 4. *Rhododendron ferrugineum*. — Pistil pendant le repos hivernal. — Gr. 30.
- Fig. 5. *Empetrum nigrum*. — Fleur épanouie ; le style un peu gynobasique vient s'appliquer sur le sommet de l'axe ; *tg*, tégument unique. — Gr. 40.
- Fig. 6. *Arctostaphylos Uva-ursi*. — Pistil pendant le repos hivernal. — Gr. 40.
- Fig. 7. *Vaccinium uliginosum*. — Fleur épanouie ; le sommet de l'axe forme un très large plateau sur lequel vient s'épater la base du style. — Gr. 15.

- Fig. 8, 9 et 10. *Diospyros Lotus*. — Stades successifs du développement d'un carpelle; le sommet de l'axe forme un plateau inutilisé *a*. — Gr. 30.
- Fig. 11. *Id.* — Fleur épanouie; moitié gauche d'une coupe longitudinale. — Gr. 15.
- Fig. 12. *Soldanella alpina*. — Fleur épanouie; *a*, l'appendice intrastylaire. — Gr. 20.
- Fig. 13. *Primula officinalis*. — Colonne placentaire isolée, montrant l'appendice intrastylaire en forme de cône effilé *a*. — Gr. 20.
- Fig. 14. *Samolus Valerandi*. — Très jeune fleur; la corolle et l'androcée forment un bourrelet annulaire. — Gr. 80.
- Fig. 15. *Id.* — Jeune fleur montrant le début du développement de la cavité ovarienne; le sommet de l'axe proémine légèrement au fond d'un puits circulaire. — Gr. 140.
- Fig. 16. *Id.* — Une jeune fleur anormale dont le placenta hypertrophié fait saillie au dehors. — Gr. 80.
- Fig. 17. *Id.* — Fleur normale au même stade que la précédente. — Gr. 80.
- Fig. 18. *Id.* — Fleur plus âgée; début du développement des ovules; la partie supérieure stérile du placenta forme un volumineux cône engagé dans la base du canal styloïde. — Gr. 60.
- Fig. 19. *Dodecatheon Meadia*. — Sommet d'une colonne placentaire montrant l'appendice intrastylaire engagé dans le style. — Gr. 15.

PLANCHE II.

- Fig. 1. *Coris monspeliensis*. — Sommet d'un axe d'inflorescence; à gauche, une jeune fleur avec son calice. — Gr. 80.
- Fig. 2. *Id.* — Jeune fleur; le calice n'est pas figuré, il est très développé et séparé des autres verticilles par un long entre-nœud; le sommet de l'axe proémine au fond d'un puits circulaire. — Gr. 80.
- Fig. 3. *Id.* — Pistil d'une fleur plus âgée; la colonne centrale se différencie en un placenta *pl* et un appendice terminal stérile *a*. — Gr. 80.

- Fig. 4. *Coris monspeliensis* — Différenciation du placenta et développement des ovules ; l'appendice *a* s'engage dans le style ; *n.* nucelle, *tg. i.* tégument interne, *tg. e.* tégument externe. — Gr. 60.
- Fig. 5. *Id.* — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 30.
- Fig. 6. *Aretia Vitaliana*. — Fleur épanouie ; il n'y a pas de cône intrastylaire. — Gr. 20.
- Fig. 7. *Armeria alpina*. — Jeune fleur montrant l'origine excentrique de l'ovule, *ov.* ; le sommet de l'axe est situé en arrière, à droite. — Gr. 80.
- Fig. 8. *Id.* — Pistil jeune ; le funicule n'a encore acquis que la première de ses deux courbures ; le sommet de l'axe est à droite. — Gr. 50.
- Fig. 9. *Id.* — Même stade. Coupe longitudinale non antéro-postérieure ; l'ovule paraît ici plus franchement terminal. — Gr. 50.
- Fig. 10. *Id.* — Pistil d'une fleur épanouie ; le funicule naît dans le plan du dessin, passe derrière, puis revient en avant ; le raphé n'est pas compris dans la coupe : il est en avant du plan de la figure. — Gr. 30.
- Fig. 11. *Forsythia viridissima*. — Pistil d'une fleur non épanouie. Coupe longitudinale antéro-postérieure. — Gr. 15.
- Fig. 12 et 13. *Jasminum fruticans*. — Pistil d'une fleur épanouie. Coupe longitudinale antéro-postérieure et coupe perpendiculaire à la précédente. — Gr. 15.
- Fig. 14. *Olea europæa*. — Coupe longitudinale d'une jeune cyme. La fleur terminale et les fleurs latérales sont orientées dans des plans perpendiculaires. L'ovaire de la fleur terminale est coupé comme celui de la fig. 13 et celui de la fleur latérale comme celui de la fig. 12. — Gr. 30.
- Fig. 15. *Thunbergia alata*. — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 15.
- Fig. 16. *Hebenstreitia dentata*. — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 30.
- Fig. 17. *Hydrophyllum canadense*. — Pistil d'une fleur épanouie ; *pl.* ailes du placenta tapissant intérieurement la cavité ovarienne ; les ovules ne sont pas figurés. — Gr. 15.

PLANCHE III.

- Fig. 1. *Phlox paniculata*. — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 20.
- Fig. 2. *Id.* — Un stade du développement du pistil. — Gr. 40.
- Fig. 3 à 7. *Polemonium cæruleum*. — Stades successifs du développement du pistil jusqu'un peu avant l'anthèse. L'ovaire est triloculaire ; deux des cloisons sont en avant et une en arrière du plan du dessin. — Gr. 40, sauf pour la fig. 7 qui n'est grossie que quinze fois.
- Fig. 8. *Pharbitis hispida*. — Pistil un peu après la floraison ; *tc.* tissu conducteur styloïde descendant jusqu'au fond de l'ovaire. — Gr. 10.
- Fig. 9. *Pinguicula alpina*. — Pistil d'une fleur épanouie ; *a.* cône terminal stérile du placenta central libre. — Gr. 20.
- Fig. 10. *Borrago officinalis*. — Moitié gauche de la coupe longitudinale du pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 15.
- Fig. 11. *Lamium maculatum*. — Pistil d'une fleur épanouie ; coupe perpendiculaire au plan médian. — Gr. 30.
- Fig. 12. *Ajuga reptans*. — Pistil d'une fleur épanouie ; le style ne vient pas s'appliquer sur le sommet de l'axe. La coupe est médiane. — Gr. 20.
- Fig. 13. *Phlomis fruticosa*. — Fleur en bouton. Coupe médiane. — Gr. 15.
- Fig. 14. *Id.* — Développement du pistil. Coupe médiane. — Gr. 30.
- Fig. 15. *Clerodendron fœtidum*. — Pistil d'une fleur en bouton ; *cl.* cloisons incomplètes. — Gr. 40.
- Fig. 16. *Plantago Cynops*. — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 30.
- Fig. 17-19. *Lonicera Periclymenum*. — Sections longitudinales de très jeunes cymes. — Gr. 60.
- Fig. 20-22. *Id.* — Suite du développement de la fleur, montrant le creusement de la coupe réceptaculaire. — Gr. 60.
- Fig. 23. *Symphoricarpus racemosa*. — Fleur épanouie. Coupe passant par les loges uniovulées. — Gr. 15.

PLANCHE IV.

- Fig. 1 à 5. *Sambucus nigra*. — Stades successifs du développement de la fleur. — Gr. 40.
- Fig. 6. *Id.* — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 20.
- Fig. 7. *Adoxa Moschatellina*. — Pistil d'une fleur épanouie; la section passe par le milieu d'une des cinq loges. — Gr. 15.
- Fig. 8. *Viburnum Lantana*. — Pistil pendant le repos hivernal; la section rencontre les deux loges stériles à ovules rudimentaires, *ov.* — Gr. 30.
- Fig. 9 à 13. *Centranthus ruber*. — Stades successifs du développement de la fleur. — Gr. 60.
- Fig. 14 et 15. *Cephalaria alpina*. — Premiers stades du développement: mamelon floral et bractée-mère; *inv.* involucre. — Gr. 80.
- Fig. 16. *Id.* — Creusement de la coupe réceptaculaire. — Gr. 80.
- Fig. 17. *Scabiosa Columbaria*. — Jeune fleur, creusement de la coupe réceptaculaire. — Gr. 80.
- Fig. 18. *Id.* — Pistil d'une fleur épanouie. — Gr. 40.
- Fig. 19. *Senecio Cineraria*. — Jeune fleur montrant le fond de l'ovaire très incliné d'arrière en avant; *ca.* carpelle antérieur; comme dans toutes les figures qui suivent, le sommet de l'axe est à droite de l'ovule. — Gr. 80.
- Fig. 20. *Cirsium arvense*. — Jeune fleur montrant le fond de l'ovaire peu incliné. — Gr. 60.
- Fig. 21. *Cineraria maritima*. — Jeune fleur de la périphérie du capitule; le fond de l'ovaire est très incliné d'arrière en avant. — Gr. 80.
- Fig. 22. *Kentrophyllum lanatum*. — Jeune ovaire; l'ovule, très nettement excentrique, est rapproché du côté antérieur; *pap.* pappus. — Gr. 40.
- Fig. 23. *Id.* — Ovaire d'une fleur épanouie. — Gr. 20.





L. Vidal del.



L. Vidal del.

H. J. Dujardin Pin.

1-5 Coris: 6 Aretia: 7-10 Armeria: 11 Forsythia
12-13 Jasminum: 14 Olea: 15 Thunbergia: 16 Hebenstreitia



L. Vidal del.

Hélog. Dujardin fa

1, 2 Pulox ; 3, 7 Polemonium ; 8 Pharbitis ; 9 Pinguicula ;
 10 Borrago ; 11 Lamium ; 12 Ajuga ; 13, 14 Ptilonis ;
 15 Clerodendron ; 16 Plantago ; 17, 22 Lemnaca ;
 23 Symphoricarpus



L. Vidal del.

Héliog. Dujardin Paris

14-16 *Cephalaria*; 17-18 *Scabiosa*; 19 *Senecio*; 20 *Cirsium*.
21 *Cineraria*; 22-23 *Kentrophyllum*.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Zoologie. — *Les Anthozoaires.*

Géologie. — *Caractères généraux des terrains crétacés des environs de Grenoble.*

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 30 janvier 1900.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Paris, le 30 janvier 1900.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.
